

**Zum Verhalten blennioider Fische,
insbesondere der
mediterranen Tripterygion Arten**

**Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereiches Biologie
der Ludwig-Maximilian-Universität München**

**vorgelegt von
Peter Wirtz
aus 8481 Schirmitz, Sperberweg 1**

München 1977

**Zum Verhalten blennioider Fische,
insbesondere der
mediterranen Tripterygion Arten**

**Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereiches Biologie
der Ludwig-Maximilian-Universität München**



**vorgelegt von
Peter Wirtz
aus 8481 Schirmitz, Sperberweg 1**

München 1977



1. Berichterstatter : Prof.Dr. Wolfgang Wickler

2. Berichterstatter : Prof.Dr. Jürgen Jacobs

Tag der mündlichen Prüfung : 19.12.1977

DANKSAGUNG

Bei der Fertigstellung dieser Arbeit halfen mir meine Seewiesener Kollegen Dr.H.Fricke, Dr.J.Lamprecht, D.Limberger, C.Rechten, C.Rohrbach, I.Scheurmann, Dr.U.Seibt und M.Taborski, sowie Dr.J.Farr, München, und Dr.A.Heymer, Brunoy, mit ihren Vorschlägen und ihrer Kritik. Prof.Dr.E.Abel, Wien gab hilfreiche Kommentare zu einer frühen Fassung von Teil I und Dr.H.G.Wallraff half mir bei statistischen Problemen. Für die Anfertigung der Abbildungen danke ich B.Knauer. Für unveröffentlichte Daten über das Fortpflanzungsverhalten blennioider Fische danke ich Dr.M.Casimir, Seewiesen, Dr.R.Rosenblatt, La Jolla, Dr.J.Ruck, Wellington, Dr.B.Russell, North Ryde und Dr.R.Winterbottom, Toronto.

Mein besonderer Dank gilt Prof.Dr.W.Wickler, der mir die Durchführung dieser Arbeit in seiner Abteilung und die Feldstudien an der Küste des Mittelmeeres und des Ostatlantiks ermöglichte. Durch seine Diskussionsbereitschaft, Verbesserungsvorschläge und Literaturhinweise unterstützte er die Arbeit in jedem Stadium ihres Werdeganges.

INHALTSVERZEICHNIS

TEIL I : DAS VERHALTEN DER MEDITERRANEN TRIPTERYGION ARTEN (PISCES BLENNIOIDEI)

Zusammenfassung	1
1. Einleitung	3
2. Material und Methode	4
3. Darstellungsweise	4
4. Bibliographie	4
5. Nachträge zur Ökologie	5
5.1. Parasiten	5
5.2. Lage der Laichplätze	5
6. Farbe	8
7. Das Ethogramm	8
7.1. Nicht-soziales Verhalten	8
7.1.1. Lokomotion	8
7.1.2. Ruhehaltung und Schlaf	9
7.1.3. Komfortbewegungen	10
7.1.4. Nahrungsaufnahme	10
7.1.5. Defaecation	11
7.1.6. Verhalten gegenüber Raubfeinden	11
7.1.7. Aktivitätsverteilung im Tagesverlauf	11
7.2. Sozialverhalten	12
7.2.1. Agonistisches Verhalten	12
7.2.1.1. ♂ - ♂ Kämpfe	13
7.2.1.2. ♀ - ♀ Kämpfe	15
7.2.1.3. ♂ - ♀ Kämpfe	15
7.2.1.4. Interspezifische Kämpfe	16
7.2.1.5. Hochbäumen in anderem Verhaltenskontext	16
7.2.2. Sexualverhalten	17
7.2.2.1. <i>Tripterygion tripteronotus</i>	18
7.2.2.1.1. Das ablaichende Paar	18
7.2.2.1.2. Satellitentiere	20
7.2.2.1.3. Geschlechtsreife der ♀♀	22
7.2.2.2. <i>Tripterygion xanthosoma</i>	22
7.2.2.3. <i>Tripterygion melanurus</i>	23

7.2.2.4. Interspezifisches Sexualverhalten	23
7.2.3. Brutpflege	25
7.2.3.1. Verteidigung des Geleges	25
7.2.3.2. Zupfen und Larvenspucken	26
7.3. Verhaltensweisen unbekannter Funktion	28
7.4. Flossenstellungen	29
8. Diskussion	31
8.1. Sexualverhalten	31
8.1.1. Satelliten-♂♂	31
8.1.2. Sexuelle Selektion und sexuelle Isolation	32
8.1.3. Die Befruchtung der Eier - Zur Evolution von innerer Befruchtung und Viviparität	34
8.2. Brutpflege und kin-selection	34
8.3. Hochbäumen	35
8.4. Grundfischkonvergenzen	36
8.5. Die Evolution der ostatlantischen und medi- terranen Tripterygiidae	38

TEIL II : DAS FORTPFLANZUNGSVERHALTEN BLENNIOIDER FISCHE.
EINE ÜBERSICHT MIT KOMMENTAREN ZU FORTPFLANZUNGSSTRATEGIEN
BENTHISCHER FISCHE

Zusammenfassung	40
Einleitung	41
Darstellungsweise	41
Terminologie	42
Anarhichadidae	43
Blenniidae	44
Chaenopsidae	48
Clinidae	49
Congrogadidae	51
Dactyloscopidae	52
Notograptidae	52
Ophiclinidae	52
Peronedysidae	53
Pholidae	53
Ptilichthyidae	53

Scytalinidae	54
Stichaeidae	54
Tripterygiidae	55
Xenoccephalidae	56
Zaproridae	56
Diskussion	57
1) Befruchtung extern - Befruchtung intern	
Entwicklung innerhalb des ♀ - außerhalb	59
2) demerse Eier - pelagische Eier	61
3) demerse Eier verstreut - gehäuft	62
4) demerse gehäufte Eier am Substrat befestigt - nicht am Substrat befestigt	64
5) demerse gehäufte Eier in mehreren Lagen - in einer Lage	65
6) demerse gehäufte Eier in Höhlen - nicht in Höhlen	66
7) Eier bewacht - unbewacht	68
8) bewacht von einem Elterntier - von beiden	70
9) Gelege bewacht vom ♂ - vom ♀	72
10) das ♀ laicht nur einmal pro Fortpflanzungsperiode - laicht mehrmals pro Fortpflanzungsperiode	75
11) Monogamie - Polygamie während einer Fortpflan- zungsperiode	76

LITERATURVERZEICHNIS

TEIL I

DAS VERHALTEN DER MEDITERRANEN TRIPTERYGION-ARTEN
(PISCES, BLENNIOIDEI)

ZUSAMMENFASSUNG

Das Verhalten der drei mediterranen bodenlebenden Fische Tripterygion tripteronotus (Risso 1810), T.xanthosoma Zander und Heymer 1970 und T.melanurus Guichenot 1850 wurde im Freiwasser und an in Aquarien gehaltenen Tieren registriert.

Nur während der Fortpflanzungszeit (April bis August) verteidigen die ♂♂ Reviere. Die ♀♀ vagabundieren. Territoriale ♂♂ balzen vorbeischwimmende ♀♀ durch "Bogenschwimmen" an. In den Monaten Juni und Juli 1976 laichten ♂♂ von T.tripteronotus bei Banyuls sur Mer mit im Schnitt vier ♀♀ pro Tag ab.

Zu einem ablaichenden Paar von T.tripteronotus schwimmen häufig kleine Artgenossen, die das für ♀♀ und nicht-territoriale ♂♂ typische Farbkleid tragen. Sie werden immer wieder von beiden Paarpartnern vertrieben. Die Mehrzahl dieser "Satellitentiere" sind einjährige geschlechtsreife ♂♂, die selbst kein Territorium besitzen. Manchmal legen territoriale ♂♂, deren Reviernachbarn gerade ablaichen, die für territoriale ♂♂ typische Färbung ab und werden für die Dauer des Laichaktes zu Satelliten-♂♂ des Paares. Es konnte nicht direkt nachgewiesen werden, daß Satelliten-♂♂ Sperma abgeben und Eier befruchten.

Nach dem Ablaichen verlassen die ♀♀ das Revier. Nur das ♂ betreibt Brutpflege. Es verteidigt das Gelege gegen Eiräuber und hält es von Bewuchs frei. Wenn während des Zupfens an den Eiern eine Larve aus der Eihülle befreit wird, schwimmt das ♂ mit ihr im Maul vom Boden hoch und spuckt sie im freien Wasser aus. Die Larven leben mehrere Wochen im Plankton, bevor sie zum Bodenleben übergehen.

Die drei untersuchten Arten unterscheiden sich anscheinend nicht im Kampfverhalten, unterscheiden sich aber in der Form der Bewegungsweisen, mit denen die ♂♂ die ♀♀ anbalzen. Typisch für die Familie Tripterygiidae ist die Dreiteilung der Rückenflosse. Durch voneinander unabhängiges Aufrichten und Anlegen der Einzelflossen können theoretisch mehr verschiedene Kombinationen erzeugt werden als bei Arten mit nur zwei Rückenflossen. Nicht alle theoretisch möglichen Kombinationen treten auf. Bestimmte Flossenstellungen treten bei bestimmten Verhaltensweisen signifikant häufiger auf, als nach einer Zufallsverteilung zu erwarten wäre.

Die Fortpflanzungsstrategie der beiden ♂♂ Typen (territoriale ♂♂ und Satelliten-♂♂) wird diskutiert. Satelliten-♂♂ üben einen Selektionsdruck

dahingehend aus, daß das ablaichende Paar die Abgabe der Geschlechtsprodukte örtlich und zeitlich immer genauer koordiniert. Diese Entwicklungslinie könnte zu innerer Befruchtung führen.

"Hochbäumen", eine agonistische Bewegungsweise der Tripterygiiden, und "Nicken" bei Blenniiden sind wahrscheinlich homologe Verhaltensweisen.

Befächeln des Geleges durch undulierende Körperbewegungen, Graben von Höhlen im Substrat, Fortbewegung durch synchrones Anklappen der Brustflossen und Anheben des Vorderkörpers beim Drohen treten bei einer Reihe von nicht näher miteinander verwandten bodenlebenden Fischen auf, aber nicht (oder nur selten) bei freischwimmenden Fischen. Diese Verhaltensweisen könnten konvergent in Anpassung an das Bodenleben entstanden sein.

Anhand von morphologischen und ethologischen Vergleichsbeobachtungen an der ostatlantischen Art Tripterygion delaisi und anhand von palaeogeographischen Daten wird versucht, die Evolution der ostatlantischen und mediterranen Tripterygion Arten zu rekonstruieren.

1. EINLEITUNG

Am Boden lebende Fische zeigen eine Reihe von morphologischen und anatomischen Ähnlichkeiten. Bridge und Haddon (1894) nahmen an, daß die Reduktion des Schwimmblasenvolumens bei Welsen und anderen, mit Welsen nicht verwandten Fischen in Anpassung an das benthische Leben entstanden ist. So lassen sich auch die Reduzierung der Beschuppung, die Verschiebung der Augen nach vorne oben und andere morphologische und anatomische Parallelen interpretieren (Alexander 1967, Gibson 1969, Lewis 1976, Willoughby 1976). Ähnlichkeiten, die bei verschiedenen Fischgruppen wahrscheinlich in Anpassung an das Bodenleben entstanden sind, werden im folgenden "Grundfischkonvergenzen" genannt.

Wickler (1957, 1958, 1959a, 1959b, 1960, 1971) hat begonnen, Grundfischkonvergenzen im Verhalten zu suchen. In dieser Arbeit und in Teil II setze ich den Vergleich des Verhaltens einiger Grundfische fort.

Von den am Boden lebenden Fischgruppen ist das Verhalten der Blenniiden am besten untersucht. Dagegen gibt es über das Verhalten der vermutlich nahe verwandten Familien Tripterygiidae, Clinidae und Chaenopsidae (die mit den Blenniiden zusammen die Überfamilie Blennioidea bilden) nur wenige und fragmentarische Beobachtungen.

In dieser Arbeit soll das Verhaltensinventar der drei mediterranen Tripterygiiden beschrieben und interpretiert und mit den bekannten Daten über das Verhalten der verwandten Gruppen verglichen werden. In Teil II werden die Fortpflanzungsstrategien blennioider und anderer benthischer Fische verglichen werden und Faktoren diskutiert werden, die unterschiedliche Fortpflanzungsstrategien bewirken können.

Die drei untersuchten Arten, Tripterygion tripteronotus (Risso 1810), Tripterygion xanthosoma Zander und Heymer 1970 und Tripterygion melanurus Guichenot 1850 bewohnen das felsige Sublittoral des Mittelmeeres. Sie erreichen eine Körpergröße von knapp 6cm (T.melanurus) bzw. 8cm (T.tripteronotus und T.xanthosoma). Von den Arten T.tripteronotus und T.melanurus liegen bereits einige Verhaltensbeobachtungen vor (Abel 1955, 1959b), die aufgrund der im Folgenden beschriebenen Untersuchungen jedoch teilweise revidiert werden müssen.

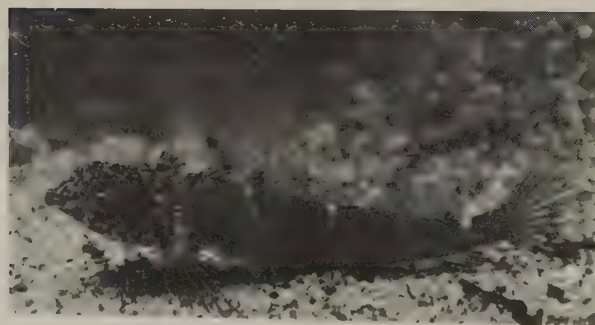
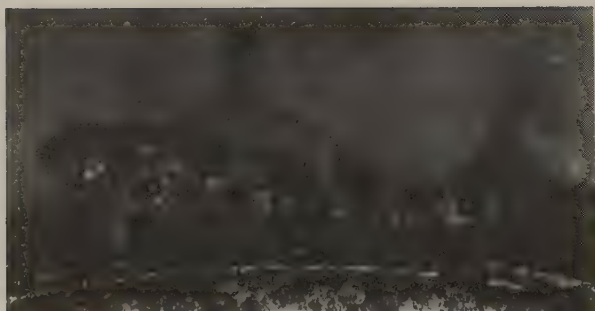


Abbildung 1 : Tripterygion tripteronotus ♀,
Tripterygion xanthosoma ♀
Tripterygion melanurus ♀

2. MATERIAL UND METHODE

Die Tiere wurden freitauchend und mit Hilfe von Tauchgeräten beobachtet. Der größte Teil der Daten stammt aus den Monaten April bis September von einer Population bei Banyuls sur Mer (Südfrankreich), einige Daten stammen von einer Population bei Rovinj (Jugoslawien). Die Beobachtungen wurden unter Wasser auf einem Schreibbrett notiert. Von einigen Verhaltensweisen liegen Filmaufnahmen vor.

Vom 12.2. - 18.3.1977 konnte ich an der ostatlantischen Art Tripterygion delaisi bei den Inseln Goreé und N'Gor, Senegal, 14°38' nördliche Breite, Vergleichsbeobachtungen durchführen.

Bei Banyuls gefangene Tiere wurden in Aquarien in künstlichem Meerwasser gehalten (pH 8,2 - 8,6; Wasserdichte 1,024 - 1,030 g/cm³; Nahrung: Wasserflöhe, Tubifex, Mückenlarven). Alle Aquarienbeobachtungen wurden im Freiwasser nachgeprüft.

Belegexemplare zu dieser Arbeit befinden sich in der Zoologischen Sammlung des Bayerischen Staates, München, unter den Nummern ZSM 24100, 24186, 25094, 25369.

3. DARSTELLUNGSWEISE

In jedem Kapitel wird unter a) das Verhalten der drei untersuchten Arten beschrieben. Unter b) werden dann die vergleichbaren bekannten Daten für die anderen Blennioidea angeführt.

4. BIBLIOGRAPHIE

Wheeler (1973) gibt eine Liste der Synonyme und Literaturhinweise zu den wichtigsten Arbeiten über Morphologie, Ökologie und Verbreitung der mediterranen Tripterygiidae. Tabelle 1 führt alle mir bekannten, nicht von Wheeler erwähnten Literaturangaben über mediterrane und ostatlantische Tripterygiidae an. Zusammen mit Wheeler (1973) sollten diese Angaben eine nahezu komplette Bibliographie ergeben.

Tabelle 1 : Bibliographie der Arbeiten über mediterrane und ostatlantische Tripterygiidae (soweit nicht in Wheeler 1973 enthalten). T.a. = T.atlanticus, T.d. = T.delaisi, T.m. = T.melanurus, T.t. = T.tripteronotus, T.x. = T.xanthosoma.

	Morphologie und Anatomie	Ökologie und Verbreitung	Verhalten	Ei, Larve und Postlarve	Evolution
Abel 1955	T.t.	T.t.	T.t.		
Abel 1959a		T.m.	T.m.		
Bath 1973	T.m., T.t., T.x.	T.m.			
Ben Tuvia 1971		T.t.			
Bini 1967		T.t.			
Blache et al. 1970	T.d.	T.d.			
de Buen 1918				T.t.	
Cadenat 1950		T.d.			
Eggert 1931	T.t.	T.t.			
Ermin 1946	T.t.				
Gibson 1968b		T.t.			
Goeau-Brisso=niere 1951	T.t.	T.t.		T.t.	
Goetz 1970			T.t.		
Gordina et al. 1972	T.t.	T.t.		T.t.	
Gordina und Beloivanenko 1976				T.t.	

Fortsetzung Tabelle 1

	Morphologie und Anatomie	Ökologie und Verbreitung	Verhalten	Ei, Larve und Postlarve	Evolution
Heymer in Vorb.			T.t., T.x.		
Huydregts 1968			T.t., T.m.		
Probst 1972			T.t., T.m.		
Regan 1916			T.t.		
Riedl 1966		T.m.			
Rosenblatt 1959		T.t., T.m.			
Roule und Angel 1930			T.t.		
Slastenenko 1936		T.t.			
Wheeler und Dunne 1976	T.a., T.m., T.t., T.x.	T.a., T.m., T.t., T.x.			
Wirtz 1976	T.a., T.m., T.t., T.x.				
Wirtz 1977	T.m., T.t., T.x.				
Zander 1969		T.t.			
Zander 1973					T.t., T.x.
Zander 1975	T.m., T.t., T.x.				
Zander und Heymer 1976	T.m., T.t., T.x.	T.m., T.t., T.x.			T.m., T.t., T.x.

5. NACHTRÄGE ZUR ÖKOLOGIE

Die Ökologie der mediterranen Tripterygiidae wurde eingehend von Zander und Heymer (1970, 1976) bearbeitet: T. tripteronotus lebt in einer Wassertiefe von 0,5 bis 6m, T. xanthosoma zwischen 3 und 40m, T. melanurus zwischen 0,5 und 18m. An vielen Orten kommen die drei Arten sympatrisch vor, nicht aber syntop; T. xanthosoma bevorzugt lichtärmere Plätze als T. tripteronotus; T. melanurus lebt in kleinen Höhlen. (Zander und Heymer 1970, 1976)

5.1. Parasiten

T. tripteronotus und T. xanthosoma sind häufig von nicht identifizierten Copepoden, manchmal auch von den Isopoden Nerocila bivittata und Aniliocra physodes befallen.

5.2. Lage der Laichplätze

Die Mehrzahl der Territorien von T. tripteronotus und T. xanthosoma befinden sich an leicht überhängenden Felswänden. Bei den Beobachtungen bei Banyuls entstand der Eindruck, daß nach Norden hin exponierte Felswände häufiger besiedelt waren als andere. Dieser Eindruck wurde überprüft, indem an 104 T. xanthosoma Territorien (in 3 - 14m Tiefe) und an 114 T. tripteronotus Territorien (in 0,5 - 4m Tiefe) mit einem Kompaß ermittelt wurde, nach welcher Himmelsrichtung hin die besiedelte Felswand exponiert war. Abbildung 2 zeigt das Ergebnis dieser Messungen in 10 Grad Klassen; der im Kreiszentrum entspringende Vektor gibt die mittlere Richtung und die Stärke der Ungleichverteilung an (maximale Vektorlänge ist der Kreisradius).

Für beide Arten ist die Verteilung hochsignifikant ($p < 0.0001$; Rayleigh Test) von einer Zufallsverteilung verschieden. Der Mittelwert beträgt bei T. xanthosoma 330° , bei T. tripteronotus 20° . Auch der Unterschied zwischen den beiden Verteilungen ist sicherbar ($p < 0.001$; B-Test und VWR-Test). Eine Beschreibung der verwendeten statistischen Methoden findet sich bei Batschelet (1965, 1972).

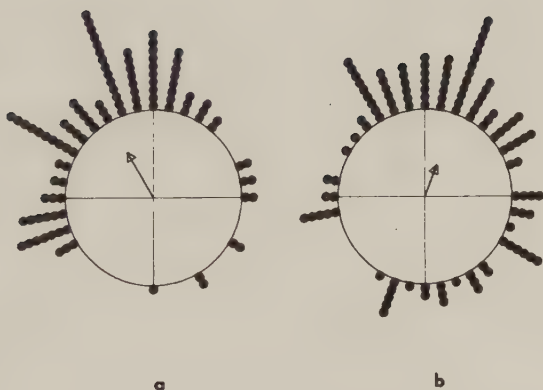


Abbildung 2 : Himmelsrichtungen, nach denen hin
 Felswände bei Banyuls sur Mer exponiert sind,
 auf denen sich a) Tripterygion xanthosoma
 b) Tripterygion tripteronotus
 Territorien befinden. Erklärung siehe Text.

Für diese nicht zufallsgemäßen Verteilungen gibt es zwei Erklärungsmöglichkeiten:

- 1.) Die Tiere wählen bevorzugt Felswände, die nach einer bestimmten Himmelsrichtung hin exponiert sind, anhand eines mit der Himmelsrichtung global verknüpften Parameters (z.B. Erdmagnetfeld, Lichteinfall zu einer bestimmten Tageszeit, Aufwuchscharakteristike, die ihrerseits durch die Himmelsrichtung determiniert werden, etc.).
- 2.) Die Tiere wählen anhand eines im Untersuchungsgebiet zufällig mit der Himmelsrichtung korrelierten Parameters (z.B. leicht überhängende Felswände bei Banyuls aufgrund der Geomorphologie meist nordexponiert, häufigste Richtung des Welleneinfalls, Strömungen, etc.).

Zwischen diesen beiden Möglichkeiten läßt sich unterscheiden, indem man die Verteilung der Territorien in anderen Untersuchungsgebieten mißt. Mit steigender Zahl der untersuchten Gebiete sinkt die Wahrscheinlichkeit dafür, daß der die Verteilung determinierende Parameter nur zufällig mit einer bestimmten Himmelsrichtung korreliert ist.

An T. tripteronotus wurden deshalb die Messungen in einem anderen Gebiet, bei Rovinj (Istrien), wiederholt. Dazu wurde die Insel Maskin (Abb. 3) etappenweise umschwommen und die Position jedes territorialen ♂ registriert. An der Nordseite der Insel bestand die Küste aus Geröll; dort wurden keine Tripterygion gefunden. Die Gesamtverteilung ist in Abb. 4 dargestellt. Es besteht keine Abweichung von einer Zufallsverteilung. Nach verschiedenen Richtungen hin exponierte Felswände wurden etwa gleich häufig besiedelt. Die bei Banyuls gefundene Ungleichverteilung hat also wahrscheinlich lokal begrenzte Ursachen, die nicht mehr näher bestimmt werden konnten. Betrachtet man die Ostspitze der Insel Maskin (Gebiet I), die Südseite (Gebiet II) und die Westspitze (Gebiet III) getrennt, zeigt sich eine höhere Besiedlung der Felswände, die dem Land zugewandt sind in Gebiet I ($p < 0.05$) und Gebiet III ($p < 0.001$), nicht aber in Gebiet II. Die Ursachen dafür bleiben unklar. In Gebiet III könnte die Richtung des Welleneinfalles mit determinierend sein.

5.3. Die Beziehung von T. melanurus zu Blennius nigriceps

Auf die Ähnlichkeit von T. melanurus und Blennius nigriceps hat schon Kolombatovic (1904) hingewiesen. Beide Arten haben einen roten Körper und

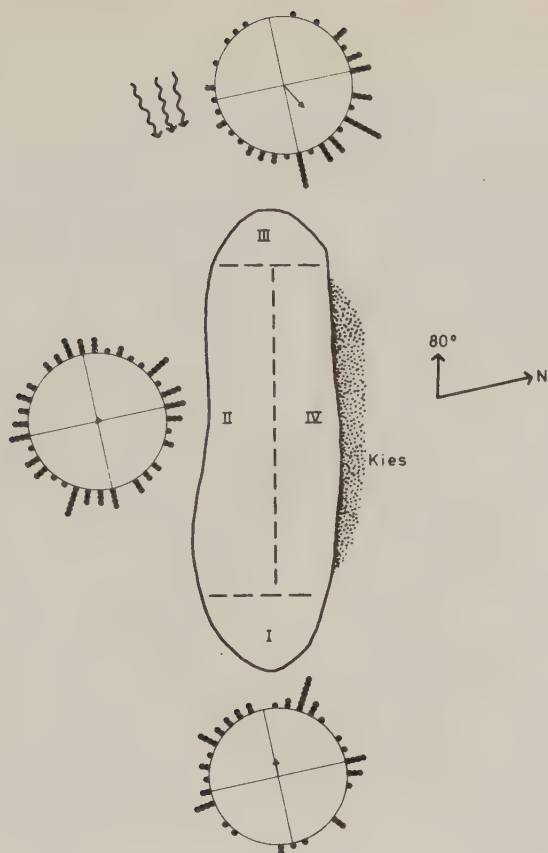


Abbildung 3 : Schematische Darstellung der Insel Maskin bei Rovinj und der Verteilung der T.tripteronotus Territorien in den Gebieten I bis III. $\rightsquigarrow$ = Welleneinfallsrichtung. Erklärung siehe Text.

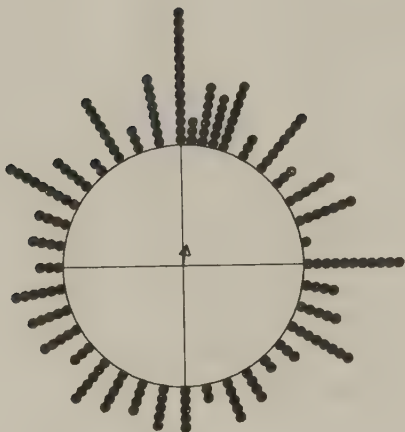


Abbildung 4 : Himmelsrichtungen, nach denen hin Felswände an der Insel Maskin exponiert sind, auf denen sich T. tripteronotus Territorien befinden. Erklärung siehe Text.

einen schwarzen Kopf. Eine weitere Gemeinsamkeit sind 4 - 5 helle Flecken auf dem Rücken. Beide Arten werden etwa gleich groß und kommen auch zusammen in den selben Kleinhöhlen vor. Als dann auch noch festgestellt wurde, daß im östlichen Mittelmeer sowohl T.melanurus als auch B.nigriceps einen dunklen Fleck an der Basis der Schwanzflosse haben (Bath 1972,1973; Zander und Heymer 1976), lag der Verdacht nahe, daß zwischen den beiden Arten eine mimetische Beziehung besteht.

T.melanurus von Banyuls (wo B.nigriceps sehr selten ist) wurden in kleine Stücke geschnitten und an carnivore Fische verfüttert (Blenniden, T.tripteronotus, Gobiiden, Serranus cabrilla). Diese Stücke wurden von allen Fischen gefressen; keiner der Fische spuckte die Stücke wieder aus oder zeigte innerhalb der nächsten zwei Stunden Anzeichen von Unwohlsein (z.B. Hervorwürgen der Stücke oder lokomotorische Störungen).

Springer und Smith-Vanitz (1972) zeigten, daß der Blenniide Meiacanthus nigrolineatus von Raubfeinden gleich nach dem Aufschnappen wieder ausgespuckt wird. Er hat Giftzähne, mit denen er anscheinend in die Zunge des Raubfeindes beißt. Um zu testen, ob lebende T.melanurus vor Raubfeinden geschützt sind, wurde folgendes Experiment durchgeführt. Ein territorialer Serranus cabrilla (der häufigste Raubfisch im Untersuchungsgebiet) von etwa 20cm Länge wurde im Freiwasser an den Taucher gewöhnt, indem ihm zuerst Fischstücke, an späteren Tagen auch lebende Fische (Gobius auratus) zugeworfen wurden. An fünf Tagen wurden schließlich mit den lebenden Fischen (die der Serranus fing, ehe sie den Boden erreichten) auch lebende T.melanurus verfüttert. In allen Fällen wurden sie gefressen und innerhalb der nächsten halben Stunde nicht mehr ausgespuckt.

Die entsprechenden Experimente mit Blennius nigriceps konnte ich leider nicht durchführen, da bei Banyuls nur ein Exemplar dieser Art gefunden wurde und mir bei Rovinj, wo die Art häufiger vorkommt, weder Aquarien noch Tauchgeräte zur Verfügung standen. Es ist also weiterhin unklar, ob zwischen T.melanurus und B.nigriceps eine mimetische Beziehung besteht. Wenn zwischen den beiden Arten eine Bates'sche Mimikry besteht, ist T.melanurus wahrscheinlich der Nachahmer, nicht das Vorbild.

6. FARBE

Territoriale ♂♂ unterscheiden sich von ihren Artgenossen in der Färbung: Ihr Kopf ist bei allen drei Arten schwarz, ihr Körper bei T.tripteronotus weinrot, T.melanurus ziegelrot und T.xanthosoma zitronengelb ("Farbkleid A").

Nicht territoriale ♂♂, ♀♀ und Jungtiere sind gleich gefärbt (Farbkleid B"). Bei tripteronotus und xanthosoma sind sie graubraun mit 5 dunklen Querbändern, bei melanurus ziegelrot mit schwarz marmoriertem Kopf.

Das Farbkleid B tragende melanurus ♂♂ und ♀♀ lassen sich am Farbton der Schwanzflosse unterscheiden. Sie ist bei ♀♀ mehr gelblich, bei ♂♂ rot wie der Körper.

Dagegen lassen sich das Farbkleid B tragende tripteronotus ♂♂ und ♀♀ nicht, wie Abel (1955) meinte, durch einen Rotanflug der Flossen unterscheiden. Zwar sind die Tiere mit rötlich gefärbten Flossen ♂♂, aber nicht alle ♂♂ haben diesen Rotanflug. Im Zweifelsfall mußten bei T.tripteronotus und T.xanthosoma die Tiere gefangen und seziiert werden.

Stimmungsabhängige Farbbänderungen werden bei den jeweiligen Verhaltensweisen beschrieben.

7. DAS ETHOGRAMM

7.1. NICHT-SOZIALES VERHALTEN

7.1.1. Lokomotion

a) Über kurze Strecken bewegen sich die Tiere durch wiederholtes gleichzeitiges Anklappen der Brustflossen. Dabei schlagen die oberen Strahlen nach hinten unten und erzeugen so Auftrieb. Kurz vor dem Losschwimmen richten sich die drei Rückenflossen auf, werden beim Schwimmen aber wieder angelegt.

Der Start zum Schwimmen über längere Strecken erfolgt ebenfalls durch Anklappen der Brustflossen. Dann aber bleiben die Brustflossen angelegt und der Vortrieb entsteht durch schlängelnde Bewegung des Körpers. Die Schwanzflosse und die dritte Rückenflosse sind gespreizt. Fotografien

zeigen, daß mehr als eine ganze Sinuswelle über den Körper läuft; die Bewegung ist also anguilliform.

T.melanurus (Abel 1959a) und die anderen beiden Arten können auch in Rückenlage schwimmen. Der Bauch ist dabei dem Substrat (Höhlendecke, überhängende Felswand, im Aquarium auch Wasseroberfläche) zugewandt.

b) Blenniiden, Cliniden und Chaenopsiden schwimmen ebenfalls über längere Strecken anguilliform und über kurze Strecken durch Anklappen der Brustflossen; im Gegensatz zu den untersuchten Tripterygiiden können dabei die Brustflossen nicht nur im Gleichtakt, sondern auch alternierend bewegt werden (Wickler 1957, 1964, 1965b; Wirtz und Kacher 1977).

Mehrere Blenniiden können ebenfalls in Rückenlage schwimmen: unabhängig von der Richtung des Lichteinfalls bleibt der Bauch dem Substrat zugewandt (Abel 1959a).

7.1.2. Ruhehaltung und Schlaf

a) Abbildung 1 zeigt die typische Ruhehaltung: Der Vorderkörper ist auf den Bauchflossen und auf den nach vorne umgeklappten Unterkanten der Brustflossen aufgestützt. Die Flossenmembran der unteren 7 Strahlen der Brustflosse und aller Strahlen der Afterflosse ist tief eingeschnitten (Zander und Heymer 1970). Mit den dadurch gebildeten Haken verankern sich die Tiere in Substratunebenheiten. So können sie an der Unterseite von Überhängen und an der Decke von Höhlen sitzen.

Die Färbung paßt sich dem Untergrund nicht an: Im Aquarium von weißem auf schwarzen Untergrund versetzte Tiere ändern ihre Farbe oder Helligkeit nicht (Abel 1955 und eigene Beobachtungen).

Nachts sitzen die Tiere frei auf dem Substrat, also nicht unter Steinen oder in Felslöchern und tragen das Farbkleid B. Auf Schlaf läßt schließen, daß sie nach Einschalten des Lichtes längere Zeit unbeweglich bleiben und auch die Augen nicht bewegen und die Atmung stark herabgesetzt ist (Abel 1959).

b) Die Ruhehaltung der Blenniiden und Chaenopsiden gleicht der der Tripterygiiden (Wickler 1957, 1964, 1965b).

Eine Anpassung im Farbton an den Untergrund findet man bei vielen Blenniiden. Sie tritt aber nicht bei allen untersuchten Arten auf: Blennius rouxi und Blennius nigriceps passen sich im Farbton nicht dem Untergrund an (eigene Beobachtungen). Von Cliniden (Breder 1939; eigene Beobachtungen an Malacoctenus africanus und Iabrisomus nuchipinnis) und zwei Chaenopsiden (Longley und Hildebrand 1940, 1941) kennt man Änderungen des Farbtons in Abhängigkeit von der Farbe des Untergrundes.

Blenniiden verstecken sich nachts unter Steinen und in Felslöchern (Abel 1955).

7.1.3. Komfortbewegungen.

a) Zum "Sich Scheuern" legen sich die Tiere auf die Seite und schwimmen mit einem Sprung los, bei dem die Körperseite gegen das Substrat gerieben wird. Wahrscheinlich versuchen sie so, sich von Ektoparasiten (vergl. 5.1.) zu befreien.

Beim Gähnen und sich Strecken wird der Körper zum Hohlkreuz gebogen, die Rückenflosse und die Schwanzflosse werden gespreizt, das Maul weit geöffnet, die Kiemendeckel gespreizt und der Mundboden gesenkt. Zusammen mit der rückläufigen Bewegung dauert der Vorgang etwa zwei Sekunden.

b) Die beschriebenen Komfortbewegungen sind bei Teleosteen weit verbreitet.

7.1.4. Nahrungsaufnahme

Die drei mediterranen Tripterygiiden sind rein carnivor; die Nahrung besteht größtenteils aus Harpacticiden, Tanaidaceen, Caprelliden und Amphipoden Kleinkrebsen (Gordina et al. 1972; Zander und Heymer im Druck). Die Nahrung wird durch Saugschnappen aufgenommen. Im Boden steckende Nahrungsobjekte werden mit dem Maul gefaßt und durch eine ruckartige Seitwärtsbewegung des Vorderkörpers abgerissen. Die drei untersuchten Arten können nicht wie Blenniiden Stücke aus Geweben herausbeißen.

Zum Fressen verlassen die ♂♂ das Territorium um maximal 1,5m, meist nur einen halben Meter. Die Nahrung wird vor dem Saugschnappen manchmal

mehrere Sekunden beidäugig anvisiert; dabei zuckt die erste Rückenflosse.

7.1.5. Defäkation

a) Der Kotballen wird innerhalb einer Sekunde abgesetzt. Bei Aquarienfischen treten manchmal Kotschnüre auf.

b) Alle daraufhin untersuchten Elenniden (Losey 1968; Wickler 1957, 1965a; eigene Beobachtungen an Elennius canevae, B.pavo, B.sphynx, B.tentacularis und B.zvonimiri), der Clinide Clinitrachus argentatus (eigene Beobachtungen) und der Chaenopside Emblemaria pandionis (Wickler pers.Kom.) koten aktiv, d.h. innerhalb von ein bis zwei Sekunden.

7.1.6. Verhalten gegenüber Raubfeinden

Scheucht man T.xanthosoma auf, fliehen sie in meterweiten Sprüngen. Auf diese fliehenden Tiere machen in der Nähe stehende Sägebarsche (Serranus cabrilla) Jagd. In keinem der beobachteten Fälle konnten sie einen T.xanthosoma fangen, da diese Haken schlugen. Ruhig sitzende Tripterygiiden wurden nie angegriffen, auch nicht, wenn sie auf freier Fläche nur drei bis vier Körperlängen von einem Raubfisch entfernt saßen. Die Tripterygion hatten dann die ersten beiden Rückenflossen gespreizt und folgten den Bewegungen des Raubfisches mit deutlichen Augenbewegungen. Näherte sich dieser, spreizten die Tripterygion auch die dritte Rückenflosse.

7.1.7. Aktivitätsverteilung im Tagesverlauf

a) Über den Zeitraum von vier Wochen wurde im Juni/Juli 1976 zu verschiedenen Tageszeiten eine bestimmte Strecke um die Ile Grosse bei Banyuls abgeschwommen. Entlang dieser Strecke befanden sich zu Beginn der Beobachtungen 9, am Ende 20 territoriale (zum Teil individuell markierte) T.tripteronotus ♂♂. Von diesen wurde im Vorbeischwimmen registriert, ob sie mit einem ♀ ablaichten (L), Bogenschwimmen (B)

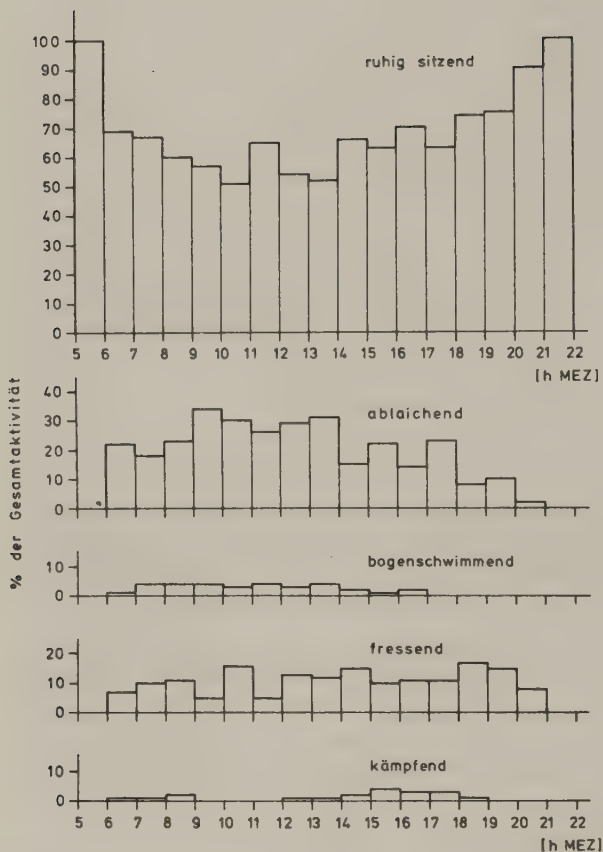


Abbildung 5 : Aktivitätsverteilung von territorialen *T. tripteronotus* ♂ im Tagesverlauf (Juni/Juli 1976 bei Banyuls)

ausführten (eine Verhaltensweise aus dem sexuellen Funktionskreis; vergl. 7.2.2.), kämpften (K), fraßen (F), oder ruhig in ihrem Territorium saßen (R). Für jede Stunde wurde die Verteilung der Aktivitäten als Prozentwerte der Summe der Beobachtungen an mindestens drei, meistens fünf verschiedenen Tagen berechnet. Abbildung 5 zeigt das Ergebnis.

Während der gesamten Helligkeitsperiode finden sich fressende und ablaichende Tiere. Die Ablaichaktivität läßt gegen Abend zu etwas nach. Der Prozentsatz fressender Tiere schwankt im Tagesverlauf nur wenig. Dies stimmt mit den Ergebnissen von Gordina et al. (1972) überein, die zu verschiedenen Tageszeiten ähnliche Füllungszustände des Magens fanden.

Die während 1249 Einzelbeobachtungen nicht registrierten Verhaltensweisen machen wohl nur wenige Minuten der Aktivität eines ♂ am Tage aus. läßt man sie unberücksichtigt, geben die in Abbildung 5 enthaltenen Daten bei entsprechender Umformung auch die durchschnittliche Aktivitätsverteilung eines Tieres wieder: Tabelle 2. Das ♂ verbringt im Schnitt 195 Minuten der 15 Stunden Aktivität mit Ablaichen. Aus weiteren Beobachtungen (vergl. 7.2.2.1.) geht hervor, daß die mittlere Laichdauer eines Paares etwa eine $\frac{3}{4}$ Stunde beträgt. Der nächstliegende Teiler von 195 Minuten, der etwa eine $\frac{3}{4}$ Stunde ergibt, ist 4. Zur Beobachtungszeit laichte also ein ♂ im Durchschnitt mit 4 ♀♀ pro Tag je 49 Minuten lang ab.

b) Blenniiden sind tagaktiv. Die beiden Berichte über Nachtaktivität (Fishelson 1963; Pieron 1914) scheinen mir aufgrund eigener Beobachtungen zweifelhaft. Von anderen Tripterygiiden, von Cliniden und Chaenopsiden liegen keine Angaben über die Aktivität vor. Aus den entsprechenden Arbeiten (z.B. Doak 1972, Feder et al. 1974, Stephens et al. 1966) geht aber hervor, daß die untersuchten Arten ebenfalls tagaktiv sind.

7.2. SOZIALVERHALTEN

7.2.1. Agonistisches Verhalten

a) Nur während der Fortpflanzungszeit (vergl. 7.2.2.) verteidigen die

Tabelle 2 : Durchschnittliche Aktivität eines territorialen T.tripteronotus ♂ während eines Tages (Juni/Juli 1976 bei Banyuls)

	n (6 ^h -21 ^h)	%Sn	Minuten
R	735	63,34	570
L	251	21,65	195
F	131	11,30	102
B	27	2,33	21
K	<u>15</u>	1,29	<u>12</u>
	Sn=1159		900

R = ruhig Sitzen; L = Laichen; F = Fressen; B = Bogenschwimmen; K = Kämpfen.

♂♂ ein Territorium; die ♀♀ vagabundieren. Der mittlere Revierdurchmesser beträgt bei T.tripteronotus etwa 1m (Abel 1955). Wo vorspringende Felskanten visuelle Barrieren bilden, können die Zentren der Territorien auch nur 0,5m voneinander entfernt sein. Das Gleiche gilt für T.xanthosoma. Außerhalb der Fortpflanzungszeit sind Kämpfe sehr selten (in 6 Wochen Beobachtungszeit wurde nur je ein Kampf bei T.tripteronotus und bei T.xanthosoma gesehen). Während der Fortpflanzungszeit entstehen Kämpfe meist dadurch, daß ein Tier in ein Revier eindringt und vom Revierinhaber angegriffen wird.

7.2.1.1. ♂ - ♂ Kämpfe

Wenn der ins Revier eindringende Artgenosse (E) deutlich kleiner als der Revierinhaber (R) ist, wird er von diesem mit einem RAMMSTOSS vertrieben: R schwimmt blitzschnell direkt auf E zu; flieht dieser nicht rechtzeitig, wird er von R gerammt; die Bewegungen sind zu schnell um zu erkennen, ob E dabei auch gebissen wird.

Wenn E nur wenig kleiner als R ist, schwimmt R quer vor E (T-Stellung), verankert sich mit den Bauchflossen am Substrat und beginnt mit SCHWANZSCHLAGEN. E flieht.

Wenn E so groß wie R oder größer als R ist, entsteht ein Kampf, dessen häufigste Verhaltenssequenz im Folgenden beschrieben wird. Der Kampf kann auf jedem Stadium durch die Flucht von E abgebrochen werden. In allen beobachteten Fällen (etwa 60) gewann R.

Beim Anblick des sich nähernden E hebt R die erste Rückenflosse. Bleibt E am Rande des Territoriums, führt R ein bis mehrere Male HOCHBÄUMEN aus: Der Vorderkörper hebt und senkt sich langsam (Auf- und Abbewegung dauern zusammen etwas länger als eine Sekunde). Abel (1959b) hat das Erscheinungsbild dieser Bewegungsweise treffend mit tiefem Aufseufzen beim Menschen verglichen. In der Aufwärtsbewegung werden alle drei Rückenflossen und der obere Teil (nicht aber der untere) der Schwanzflosse gespannt, in der Abwärtsbewegung wird die Schwanzflosse, oft auch die zweite und dritte Rückenflosse wieder gefaltet. Die Afterflosse wird beim Hochbäumen nicht gespreizt. Bei der Aufwärtsbewegung können die Bauchflossen dicht an den Körper angelegt

sein; sie wird also nicht durch eine Hebelwirkung der Ventralia gegen das Substrat bewirkt, sondern durch Kontraktion der Rückenmuskulatur. Flieht E daraufhin nicht, oder führt ebenfalls Hochbäumen aus, schwimmt R. mit gespreizten unpaaren Flossen auf E zu, wobei er bereits im Schwimmen Schwanzschlag-Bewegungen ausführt. R legt sich parallel oder antiparallel neben E, und beide führen Schwanzschlagen aus. Aus der Parallelstellung heraus können sie vom Boden abheben und schwanzschlagend PARALLELSCHWIMMEN. Parallelschwimmen wird dadurch beendet, daß ein Tier einen SPRUNGSCHWANZSCHLAG ausführt: Das Tier dreht blitzschnell ab und schickt dabei einen Wasserstrom auf den Gegner zu, der so stark ist, daß der Gegner durch ihn manchmal aus der Bahn geworfen wird.

Auch aus der antiparallelen Stellung heraus können die Tiere vom Boden abheben und schwanzschlagend umeinander KREISEN. Schwanzschlagen am Boden, Parallelschwimmen und Kreisen dauern jeweils eine bis mehrere Sekunden. In den Pausen sitzen die Tiere am Boden; die unpaaren Flossen (manchmal aber nicht die Anals) sind gespreizt; die erste Rückenflosse zeigt ein rhythmisches Zucken (etwa zweimal pro Sekunde). In diesen Pausen tritt auch oft wieder Hochbäumen auf. Besonders in den späteren Kampfphasen wird Hochbäumen durch HOHLKREUZ ersetzt: Gleichzeitig mit dem Vorderkörper wird der Schwanz angehoben; außer den Rückenflossen wird die ganze Schwanzflosse und die Afterflosse gespreizt. Die Hohlkreuz-Stellung kann ein bis mehrere Sekunden gehalten werden, oder aber es wird die Hohlkreuz-Bewegung rhythmisch wiederholt (WIPFEN). In späten Kampfphasen stoßen die Tiere aus dem Kreisen heraus auf den Gegner zu und BEISSEN ihn in die Schwanzwurzel und Flanke.

Das besiegte Tier flieht. Eine Angriffe hemmende Demutsgeste konnte ich nie beobachten.

Beim Kampf ändert sich das in Abschnitt 6 beschriebene Farbkleid A von T. tripteronotus ♂♂ (schwarzer Kopf, roter Körper): Der Kopf verliert die schwarze Färbung und wird rotbraun. Diese Farbänderung kann innerhalb einer Sekunde erfolgen, ist also wahrscheinlich neuronal gesteuert. Bei den im Aquarium gehaltenen Tieren (die stets Farbkleid B trugen) entwickelte sich eine Rangordnung. Beim dominanten Tier war die 5. Querbinde dunkler gefärbt als bei den Subdominanten.

Das Farbkleid A der T.xanthosoma ♂♂ (schwarzer Kopf, gelber Körper) ändert sich ebenfalls beim Kampf: Der Kopf wird grau. Bei dominanten Aquarientieren war die 5. Querbinde dunkler gefärbt als bei Subdominanten.

Bei kämpfenden T.melanurus ♂♂ wird der Kopf grau. Bei subdominanten Tieren ist das Rot des Körpers blasser.

7.2.1.2. ♀ - ♀ Kämpfe

Kämpfe zwischen ♀♀ sind selten. In knapp acht Monaten Beobachtungszeit im Freiwasser wurden nur 14 Kämpfe gesehen, in denen Schwanzschlagen auftrat. (10 bei T.tripteronotus, 4 bei T.xanthosoma). In einem einzigen davon kam es zu Beißen. Häufiger sieht man Rammstoß und Hochbäumen. Sie treten auf, wenn sich zwei ♀♀ einander unbemerkt (durch einen Felsvorsprung getrennt) nähern und so die Individualdistanz unterschreiten. Der subjektive Eindruck des Beobachters war, daß die Individualdistanz der ♀♀ zur Fortpflanzungszeit größer als außerhalb der Fortpflanzungszeit ist. Genaue Messungen wurden nicht angestellt.

In zwei Fällen griff ein T.tripteronotus ♀ ein kleineres, gerade ablaichendes ♀ an, vertrieb es durch Schwanzschlagen und Beißen und laichte dann selbst mit dem ♂ ab, das in den etwa 1/2 Minute dauernden Kampf nicht eingegriffen hatte.

7.2.1.3. ♂ - ♀ Kämpfe

Zu einem ablaichenden Paar schwimmen oft andere ♂♂ (vergl. 7.1.2.). Sie werden sowohl vom ♂ als auch vom ♀ mit Rammstoß vertrieben. Außer in diesen Fällen greifen ♀♀ ♂♂ nie an.

Die ♀♀, die versuchen, in das Territorium eines nicht laichbereiten ♂ einzuschwimmen, werden mit Rammstoß vertrieben. Außerhalb des Territoriums greifen ♂♂ ein ♀ erst an, wenn es auf ein bis zwei Körperlängen herankommt; andere ♂♂ werden schon auf Entfernungen von fünf bis sechs Körperlängen angegriffen.

7.2.1.4. Interspezifische Kämpfe

Im Aquarium treten auch Kämpfe zwischen T.tripteronotus und T.xanthosoma auf (Hochbäumen, Rammstoß, Schwanzschlagen). Im Freiland wurden sie nie beobachtet. Legt man Attrappen oder betäubte ♂♂ beider Arten in das Revier eines T.tripteronotus oder T.xanthosoma ♂, wird der Artgenosse bzw. die Artgenossen-Attrappe angegriffen.

Die ♀♀ von T.melanurus, die man manchmal auch außerhalb von Höhlen trifft, werden beim Durchqueren von T.tripteronotus vom ♂ angegriffen. Das Gelege bewachende Tripterygion ♂♂ vertreiben eine Reihe anderer Arten mit Rammstoß und Beißen (vergl. 7.2.3.).

7.2.1.5. Hochbäumen in anderem Verhaltenskontext

a) Als einzige der unter 7.2.1.1. beschriebenen Verhaltensweisen trat Hochbäumen auch in anscheinend nicht agonistischen Zusammenhängen auf, so z.B. bei frisch in Aquarien eingesetzten Tieren (auch wenn sie alleine waren, Abel 1955), bei ♀♀, die gerade zu laichen aufgehört hatten (sie wurden auf ihr Hochbäumen hin sofort vom ♂ mit Rammstoß vertrieben), bei einem ablaichenden Paar, neben dessen Laichplatz sich eine Scorpaena (ein lauernder Raubfisch) gelegt hatte, und bei Aquarientieren bei der Fütterung mit Tubifex.

b) Die ♂♂ aller untersuchten Tripterygiiden, Cliniden, Chaenopsiden und Blenniiden sind zur Fortpflanzungszeit territorial (vergl. Teil II). Ob sie auch außerhalb der Fortpflanzungszeit territorial sind oder nicht, und ob die ♀♀ während und/oder außerhalb der Fortpflanzungszeit territorial sind oder nicht, wurde bei anderen Tripterygiiden, Cliniden und Chaenopsiden noch nicht untersucht. Bei Blenniiden treten alle diese Möglichkeiten auf (Abel 1964, 1973; Fishelson 1975; Losey 1968; Phillips 1971).

Schwanzschlagen und Beißen sind bei Teleosteern weit verbreitet und wurden auch bei anderen Tripterygiiden (Doak 1972), bei Cliniden (Guitel 1893; eigene Beobachtungen an Malacoctenus africanus) und Chaenopsiden (Wickler 1964) gefunden. Auch von vielen Blenniiden wurden diese Verhaltensweisen beschrieben (z.B. Gibson 1968a, Phillips 1977, Wickler 1957, 1961).

Hochbäumen, Hohlkreuz und Wippen werden in dem kurzen Bericht über das Kampfverhalten australischer Tripterygiiden (Doak 1972) nicht erwähnt. Der Chaenopside Chaenopsis ocellata hebt zu Beginn des Kampfes den Kopf an; Chaenopsis alepidota hebt und senkt den Vorderkörper rhythmisch (Robins et al. 1959). Dagegen bewegt der Chaenopside Emblemaria pandionis den erhobenen Kopf beim Drohen seitlich pendelnd (Wickler 1964). Blenniiden können zu Beginn eines Kampfes den Kopf anheben (Losey 1968, Wickler 1965a; eigene Beobachtungen an Blennius incognitus, B.tentacularis und B.zvonimiri), mit dem Kopf wiederholt nicken (Abel 1973, Losey 1968, Magnus 1965, Phillips 1977, Wickler 1961, 1967; eigene Beobachtungen an B.adriaticus und B.velifer), Kopf und Schwanz anheben, also eine Hohlkreuz-Stellung einnehmen (Gibson 1968, Heymer und de Ferret 1976; eigene Beobachtungen an B.incognitus und B.tentacularis), wippen (eigene Beobachtungen an B.tentacularis), nur den Schwanz anheben (Losey 1968) oder den erhobenen Kopf seitlich pendelnd bewegen (Abel 1964, Wickler 1957; eigene Beobachtungen an B.pavo).

Bei einigen Blenniiden tritt eine spezielle, Angriffe des Gegners hemmende "Demutsgeste" auf (Gibson 1968, Losey 1968, Phillips 1971, 1977, Wickler 1957; eigene Beobachtungen an B.tentacularis).

7.2.2. SEXUALVERHALTEN

Beginn und Dauer der Fortpflanzungszeit sind lokal verschieden. Für das Schwarze Meer geben Gordina et al. (1972) Juni bis September als Fortpflanzungszeit von T.tripteronotus an. Bei Teneriffa waren die ♂♂ von T.xanthosoma schon Anfang Februar territorial (Zander und Heymer 1976), bei Roscoff (Nordfrankreich) laichten sie Ende April bei einer Wassertemperatur von 9°C (Heymer pers. Kom.). Bei Banyuls laichten Ende April ♂♂ aller drei Arten (Wassertemperatur 12°C); bis Mitte Mai stieg die Besiedlungsdichte stetig an. Anfang August fanden sich bei Banyuls nur noch wenige ablaichende ♂♂ von T.tripteronotus und T.melanurus und nur noch zwei ♂♂ von T.xanthosoma im Farbkleid A, die aber nicht beim Ablichten gesehen wurden; Anfang September waren die ♂♂ der drei Arten nicht mehr territorial.

Die im Folgenden beschriebenen Verhaltensweisen zählen zum Sexualverhalten, weil sie in der Regel dem Ablaichen direkt vorausgehen oder ausschließlich andersgeschlechtlichen Tieren gegenüber ausgeführt werden. Da sich die drei untersuchten Arten im Sexualverhalten unterscheiden, werden sie getrennt besprochen.

7.2.2.1. Tripterygion tripteronotus

7.2.2.1.1. Das ablaichende Paar

Im Gegensatz zu Abels (1955) Beobachtungen laichten die T. tripteronotus bei Banyuls nicht nur von Morgendämmerung bis Mittags, sondern auch noch bis zum Abend (vergl. 7.1.7.). Der Laichplatz besteht aus glattem, von niederen Algen bewachsenem Felsen (Abel 1955).

Laichwillige ♀♀ schwimmen in das Territorium eines ♂ ein und beginnen, dort abzulaichen (Abel 1955). Laichbereite ♂♂ ohne ♀♀ führen BOGENSCHWIMMEN aus: Mit gespreizten unpaaren Flossen (außer der 1. Rückenflosse, die angelegt ist) schwimmt das ♂ vom Boden hoch; der Antrieb entsteht durch gleichzeitiges Anklappen der Brustflossen; beim Vorführen der Brustflossen sinkt das Tier etwas ab, wodurch eine leicht wellenförmige Bahn entsteht; zwei bis fünf Körperlängen vom Revier entfernt kehrt das ♂ um und schwimmt zum Ausgangspunkt zurück. Sieht das ♂ ein ♀, wird das Bogenschwimmen gerichtet: Das ♂ schwimmt auf das ♀ zu, kehrt kurz vor ihm um und schwimmt zum Zentrum des Reviers zurück. Ist es mehrmals so zwischen ♀ und Revierzentrum hin und her geschwommen, ohne daß das ♀ ihm folgt, greift er es mit Rammstoß an. Folgt es dem ♂ zum Revier, beginnen die beiden dort abzulaichen. Beim Einschwimmen in das Revier des ♂ hat das ♀ die erste Rückenflosse angelegt, die zweite und dritte Rückenflosse gespreizt.

Das Ablaichen des ♀ besteht aus zwei Phasen. In der ersten Phase rutscht es langsam mit leicht schlängelndem Körper über das Substrat ("SCHLÄNGELN"). Dabei tastet anscheinend die weit vorgestreckte Genitalpapille nach einem zum Anheften des Eies geeigneten Platz. In der zweiten Phase werden die Schlängelbewegungen in der Frequenz größer, in der Amplitude kleiner; die erste Rückenflosse wird dabei aufgerichtet. Das ♂ springt dicht neben das ♀ und beide ZITTERN heftig.

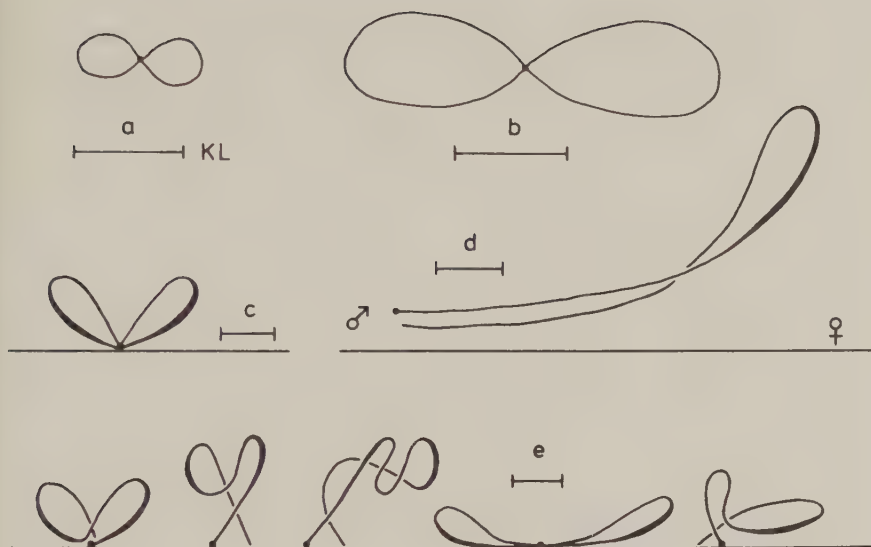


Abbildung 6 : Formen des Achter- und Bogenschwimmens

- a) Achterschwimmen von T.tripteronotus (Aufsicht)
- b) Achterschwimmen von T.xanthosoma (Aufsicht)
- c) Achterschwimmen von T.melanurus (Seitenansicht)
- d) Bogenschwimmen von T.melanurus (Seitenansicht)
- e) Achterschwimmen von T.delaisi (Seitenansicht)

KL = Körperlänge

Während des Schlängelns des ♀ sitzt das ♂ ruhig in der Nähe oder umkreist das ♀ mit kurzen Sprüngen. Zum Zittern springt es von hinten dicht neben das ♀ (in mehreren hundert beobachteten Laichsequenzen sprang das ♂ nur zweimal von vorne in eine antiparallele Stellung neben das ♀). Beim Zittern ist der Bauch des ♂ dem des ♀ zugedreht. Nach dem Zittern springt das ♂ mit einer gewissen krampfartigen Starre (Abel 1955) vom ♀ weg und das ♀ beginnt wieder mit der Schlängelphase.

Das ♀ zittert auch, wenn das ♂ nicht neben sie springt. Der am häufigsten beobachtete Grund dafür, daß das ♂ nicht rechtzeitig neben das ♀ sprang, war, daß es gerade einen Artgenossen aus dem Revier vertrieb.

Sperma und Eier sind mit bloßem Auge für den Taucher nicht erkennbar. Um zu überprüfen, ob die Eiabgabe wirklich beim Zittern erfolgt, wurden ♀♀ kurz vor und kurz nach dem Zittern vom Laichplatz vertrieben; das Stück Algenrasen, über dem sich das ♀ befand, wurde abgeschnitten und mit einem Binokular durchsucht. Nach dem Zittern war ein einzelnes Ei (selten zwei) an den Algenfäden befestigt.

Vor dem ♀ führt das ♂ oft ACHTERSCHWIMMEN aus: Am Ort dreht es sich jeweils um 180° nach links, nach rechts, wieder nach links, usw.; manchmal enthalten die Drehbewegungen eine kleine Vorwärtskomponente, so daß das ♂ einer Figur "8" folgt (Abb. 6a). Achterschwimmen wurde immer dann beobachtet, wenn das ♀ zwar zum Laichplatz schwamm, dort aber nicht gleich zu schlängeln begann, oder wenn es das Schlängeln unterbrach, aber am Laichplatz blieb.

In der Regel endet die Ablaihssequenz eines Paares damit, daß das ♀ vom Laichplatz wegschwimmt. Hört es zu Schlängeln auf, ohne den Laichplatz zu verlassen und beginnt auch nach 20 - 30 Sekunden Achterschwimmen nicht wieder zu Schlängeln, wird es vom ♂ mit Rammstoß vertrieben.

Das Ablaihen eines ♀ dauert etwa eine $3/4$ Stunde (eine halbe Stunde nach Abel 1955). Die längste gemessene Ablaihssequenz dauerte 85 Minuten, die kürzeste 23 Minuten. Aus den Aktivitätsmessungen (vergl. 7.1.7.) ergibt sich eine durchschnittliche Ablaihdauer von 49 Minuten.

Der mittlere zeitliche Abstand zwischen dem Ablegen zweier Eier (dem Zittern des ♀) beträgt 24 Sekunden ($s = \pm 12$ Sekunden, 106 Intervalle von 7 ♀♀). Wenn das ♀ 49 Minuten lang alle 24 Sekunden ein Ei legt, legt es insgesamt 123 Eier. Dieser Wert stimmt gut mit den Untersuchungen von Gordina et al. (1972) überein, die in den Ovarien von T.tripteronotus ♀♀ Gruppen von 60 - 176 (im Mittel 111) Oozyten gleichen Reifestadiums fanden.

Das ♂ kann nach dem Abbläichen mit einem ♀ gleich wieder mit einem anderen ♀ abbläichen. Aus den Aktivitätsmessungen (vergl. 7.1.7.) ergibt sich, daß zur Beobachtungszeit ein ♂ im Durchschnitt mit 4 ♀♀ täglich abbläichte. Fünf am 23.4.1976 individuell markierte ♂♂ befanden sich am Ende der Beobachtungsperiode nach 74 Tagen noch immer in ihren Revieren und waren die ganze Beobachtungszeit hindurch regelmäßig beim Abbläichen gesehen worden. Legt man die errechneten Mittelwerte zugrunde, waren während dieser 74 Tage etwa 36400 Eier im Territorium eines ♂ abgelegt worden.

Während der Fortpflanzungszeit kann ein ♀ mehrfach abbläichen. Die ♀♀ von T.tripteronotus gehören zum Kontinuitätstyp (Qasim 1957), bei dem in den Ovarien mehrere Gruppen unterschiedlich weit entwickelter Oozyten gefunden werden (Gordina et al. 1972). Die Frequenz, mit der ♀♀ abbläichen, konnte nicht festgestellt werden.

Nimmt man während das Abbläichens eines Paares das ♂ weg, hört das ♀ zu schlängeln auf und bleibt ca. 3 Minuten ruhig auf dem Laichplatz sitzen. Dann beginnt es, die im Revier befindlichen Eier zu fressen.

7.2.2.1.2. Satellitentiere

Abel (1955) berichtete, daß rings um ein abbläichendes Paar oft mehrere laichwillige ♀♀ warten, die gelegentlich zu dem abbläichenden Paar springen, von diesem (♂ und ♀) aber wieder vertrieben werden. Auch wenn balzende ♂♂ in der Nähe sind, warten sie bei dem Revier, in dem schon ein ♀ mit der Eiablage beschäftigt ist. Bei Banyuls wurde ein abbläichendes Paar durchschnittlich 15 mal pro Stunde durch solche hinzuspringenden Artgenossen gestört. Diese "Satellitentiere" tragen das Farbkleid B. Die Leibeshöhle von 104

Satellitentieren wurde geöffnet und der Zustand der Gonaden registriert: 94 der 104 Tiere waren ♂♂! Drückt man den Körper der Satelliten-♂♂ leicht zwischen den Fingern, tritt bei ihnen wie bei den territorialen ♂♂ (nicht aber bei den ♀♀) eine leicht milchige Flüssigkeit aus der Genitalöffnung. Histologische Präparation der Gonaden zeigte, daß auch die kleinsten Satelliten-♂♂ geschlechtsreif waren. Nimmt man an, daß die zu einem ablaichenden Paar springenden ♂♂ versuchen, die Eier des ♀ zu befruchten, ist es nicht länger verwunderlich, daß sie wie Abel (1955) feststellte, nicht zu balzenden ♂♂ schwimmen.

Mehrmals beobachtete ich den folgenden Vorgang. Zwei benachbarte territoriale ♂♂ balzten das selbe ♀ an (gerichtetes Bogenschwimmen). Das ♀ schwamm in das Revier eines der ♂ ein und begann dort abzulaiden. Das andere ♂ wechselte von Farbkleid A zu Farbkleid B, verließ sein Revier und verhielt sich im Folgenden wie ein Satellitentier. Nach dem Ablaiden des ♀ kehrte es wieder in sein Revier zurück.

Der Kopf der meisten Satellitentiere ist dunkler als im typischen Farbkleid B. In einigen Fällen war zu erkennen, daß sich der Kopf umso dunkler färbte, je näher sich das Tier an das ablaichende Paar heranschlich. Der Kopf ablaichender ♂♂ ist meistens schwarz, selten dunkelbraun, nie aber so grau wie in Farbkleid B. Eine zunehmende Dunkelfärbung des Kopfes könnte also eine zunehmende sexuelle Motivation bedeuten.

Satellitentiere rekrutieren sich nur zu einem geringen Teil aus ihr Revier verlassenden Nachbar-♂♂. Während territoriale ♂♂ im Mittel 6,4 cm groß sind ($s = 0,3$ cm; $n = 129$; vergl. Abb. 7a), ist die Mehrzahl der Satelliten-♂♂ auffällig kleiner (Abb. 7b). Nach Gordina et al. (1972) wird Tripterygion tripteronotus nur etwas mehr als zwei Jahre alt. Die Messungen wurden zur Laichzeit durchgeführt; alle Tiere sind also gerade entweder ein Jahr oder zwei Jahre alt. Noch kleinere ♂♂ als die kleinsten Satelliten-♂♂ gibt es zu dieser Jahreszeit nicht. Da sich die Mehrzahl der Satelliten-♂♂ in der vorderen Hälfte der Längenfrequenzkurve befindet, bestehen Satelliten-♂♂ anscheinend in der Regel aus einjährigen ♂♂, die selbst kein Territorium besitzen.

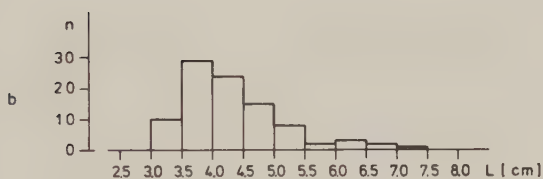
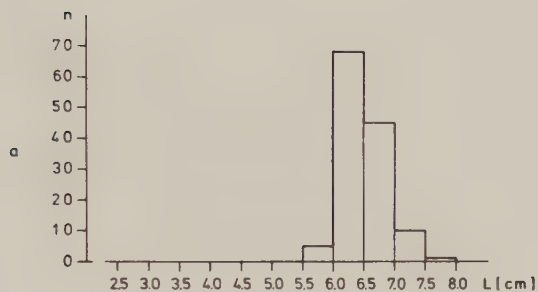


Abbildung 7 : Größenfrequenz männlicher T.tripteronotus

(Mai 1977 bei Rovinj)

a) territoriale ♂♂ (n = 129)

b) Satelliten-♂♂ (n = 94)

Unter den Satellitentieren befinden sich auch einige wenige ♀♀. Dreimal sah ich, daß zwei ♀♀ gleichzeitig mit einem ♂ ablaichten. Das ♂ zitterte mit beiden, verpaßte aber manchmal das Zittern eines ♀, während er bei dem anderen war.

7.2.2.1.3. Geschlechtsreife der ♀♀

Abbildung 8a zeigt die Größenfrequenz von ♀♀, die beim Ablaichen angetroffen wurden, Abbildung 8b die Größenfrequenz von ♀♀, die gerade nicht ablaichten. Die Körpergröße der ♀♀ in den beiden Gruppen unterscheidet sich nicht. Auch die kleinsten angetroffenen ♀♀ waren schon geschlechtsreif; zu dem Zeitpunkt, an dem die Messungen durchgeführt wurden (Mai), waren sie gerade ein Jahr alt.

7.2.2.2. Tripterygion xanthosoma

Das Achterschwimmen der T.xanthosoma ♂♂ enthält eine größere Vorwärtskomponente als bei T.tripteronotus: Die T.xanthosoma ♂♂ schwimmen die Bahn einer Figur "8", deren Endpunkte zwei bis drei Körperlängen auseinanderliegen (Abb. 6b).

Das Ablaichen eines Paares dauerte von 45 Minuten (kürzester beobachteter Laichakt) bis über 105 Minuten (längster, wegen Auslaufens der Tauchzeit nicht vollständig beobachteter Laichakt). Im Vergleich zu T.tripteronotus wird ein ablaichendes Paar nur selten von Satellitentieren gestört, im Mittel einmal pro Stunde.

Bei ablaichenden Paaren kann das ♂ etwa gleich groß sein wie das ♀ oder deutlich größer oder auch deutlich kleiner. Falls T.xanthosoma wie T.tripteronotus nur zwei Jahre alt wird und auch bei T.xanthosoma die ♀♀ langsamer wachsen als die ♂♂, bedeutet dies, daß bei T.xanthosoma schon einjährige ♂♂ territorial sein können.

Ein anhand einer markanten Fehlfärbung individuell erkennbares ♀ wurde innerhalb drei Wochen zweimal beim Ablaichen angetroffen (bei verschiedenen ♂♂). Wie bei T.tripteronotus laichen die ♀♀ also wahrscheinlich mehrmals in einer Fortpflanzungsperiode ab.

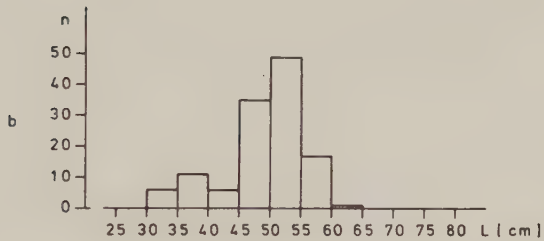
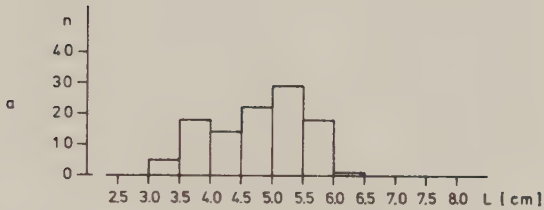


Abbildung 8 : Größenfrequenz weiblicher T. tripteronotus
(Mai 1977 bei Rovinj)

a) ablaichende ♀♀ (n = 107)

b) ♀♀, die gerade nicht ablaichen (n = 125)

7.2.2.3. Tripterygion melanurus

Das Bogenschwimmen der T.melanurus ♂♂ erfolgt mit größerer Geschwindigkeit als bei den anderen beiden Arten; der Vortrieb entsteht nicht nur durch Brustflossenbewegungen, sondern auch durch Bewegungen des Schwanzes. Ein Bogen wird in weniger als einer Sekunde durchschwommen.

Das Achterschwimmen von T.melanurus kann von der für T.tripteronotus und T.xanthosoma beschriebenen Form abweichen: Das T.melanurus ♂ schwimmt dann die Schleifen der Figur "8" nicht am Boden entlang, sondern mit einem Winkel von etwa 45° ins Freiwasser; nur der Schnittpunkt der Schleifen befindet sich am Boden. Die Schleifenenden liegen etwa zwei Körperlängen auseinander (Abb. 6c). Bemerkenswert ist der fließende Übergang von Bogenschwimmen zu dieser Form von Achterschwimmen. Das Bogenschwimmen führt manchmal vor dem ♀ nach oben (Abb. 6d); wenn das ♀ dem ♂ folgt, werden die Bögen immer kürzer; am Laichplatz schwimmt das ♂ dann kurze Bögen abwechselnd nach links und rechts, d.h. die eben beschriebene Form des Achterschwimmens.

Zum Zittern springt das T.melanurus ♂ von hinten quer über das ♀. Der Winkel, den die Körper von ♂ und ♀ dabei bilden, kann von 90° bis nahezu 0° (Parallelstellung) schwanken. Bei ablaichenden ♀♀ verblaßt die Kopfoberseite zu hellgrau. Im Aquarium laichte ein ♀ nach 30 Tagen ein zweitesmal ab.

Satellitentiere habe ich bei T.melanurus nie gesehen.

7.2.2.4. Interspezifisches Sexualverhalten

Abel (pers. Kom.) beobachtete, daß T.xanthosoma ♂♂ T.tripteronotus ♀♀, die durch ihre Territorien schwammen, anbalzten. Bogenschwimmenden T.tripteronotus und T.xanthosoma ♂♂ wurden mit Quinaldin betäubte tripteronotus oder xanthosoma ♀♀ vorgelegt. Als positive Reaktion wertete ich, wenn das ♂ das Bogenschwimmen auf das ♀ zu richtete. Die ♂♂ beider Arten richteten das Bogenschwimmen auf ♀♀ der eigenen und der fremden Art. Bei mehreren hundert im Freiwasser beobachteten Paarungen wurde jedoch nie gesehen, daß T.xanthosoma

und T.tripteronotus miteinander ablaichten: T.tripteronotus und T.xanthosoma sind gute Arten, nicht nur Farbvarianten der selben Art.

Betäubte T.melanurus ♀♀ werden von bogenschwimmenden tripteronotus ♂♂ mit Rammstoß angegriffen. T.melanurus ♀♀, die durch das Revier eines tripteronotus ♂ schwimmen, werden von diesem mit Rammstoß vertrieben. Das Farbkleid B von T.melanurus (roter Körper, schwarz marmorierter Kopf) ähnelt dem Farbkleid territorialer T.tripteronotus oo.

Beobachtungen über das Verhalten von tripteronotus ♀♀ und balzenden melanurus ♂♂ zu einander liegen mir nicht vor. Auch über das Verhalten der verschiedenen Geschlechter von xanthosoma und melanurus zueinander liegen keine Daten vor.

b) Der generelle Reproduktionstyp (das ♂ lockt ♀♀ an, die in seinem Revier Eier ablegen und dann das Territorium wieder verlassen) ist bei den untersuchten Tripterygiiden, Cliniden, Chaenopsiden und Blenniiden gleich (mit Ausnahme einiger lebendgebärender Cliniden). In Teil II werden die Reproduktionstypen blennioider Fische miteinander verglichen werden.

Der den mediterranen Arten nächstverwandte, ostatlantische Tripterygion delaisi unterscheidet sich von diesen in der Form des Achterschwimmens: Er schwimmt die Bögen aufwärts ins freie Wasser und weicht auch von der Figur einer "8" ab (Abb. 6e).

Blenniiden locken ♀♀ durch Nicken (Heymer und de Ferret 1976, Phillips 1977, Wickler 1957; eigene Beobachtungen an Blennius adriaticus, B.tentacularis, B.velifer, B.zvonimiri), Nickschwimmen (Wickler 1965a, eigene Beobachtungen an B.zvonimiri) oder schnelle Kopfseitbewegungen (Abel 1964, 1973) an.

Bei den untersuchten Tripterygiiden und Cliniden (Abel 1955, Freder 1941, Feder et al. 1964, Guitel 1893) erfolgen Ei- und Spermaabgabe gleichzeitig, bei den Blenniiden nacheinander (Losey 1968).

Satelliten-♂♂ wurden bei anderen blennioiden Fischen im Freiwasser bisher nicht beobachtet. Im Experiment zeigte Losey (1969), daß Hypsoblennius ♂♂, die selbst kein Gelege bewachten, durch Pheromone balzender ♀♀ angelockt werden, und interpretierte dies als einen

Mechanismus, der die Synchronie des Ablaichens in der Population fördert.

7.2.3. BRUTPFLEGE

a) Die ♀♀ verlassen das Revier des ♂ nach dem Ablaichen. Nur die ♂♂ betreiben Brutpflege. Sie besteht aus der Verteidigung und Reinigung des Geleges. Befächelt wird das Gelege nicht.

7.2.3.1. Verteidigung des Geleges

Entfernt man ein ♂ aus seinem Revier, sind nach einer halben bis ganzen Stunde die in diesem Revier abgelegten Eier von Eiräubern aufgefressen. Die häufigsten Eiräuber sind Crenilabrus-Arten, juvenile Spariden, Blenniiden und Krebse. Das ♂ verteidigt das Gelege gegen alle diese Arten durch Rammstoß. Es vertreibt erfolgreich Krebse, deren Spannweite bei ausgestreckten Scheren seine Körperlänge erreicht, und Blenniiden, die mehr als doppelt so groß sind wie es selbst (Blennius gattorugine). Fische werden in die Flanke und in die Flossen gebissen, bei Krebsen richten sich die Angriffe gezielt gegen die Augenstiele.

Eiräuber, gegen die die ♂♂ machtlos sind, sind Seeigel. Langsam quer durch das Revier ziehende Seeigel werden wieder und wieder vom ♂ gerammt, aber in keinem der beobachteten Fälle änderte der Seeigel seine Bewegungsrichtung. Seeigel weiden den Algenrasen ab; die an den Algen hängenden Eier werden wahrscheinlich mitgefressen. Ein Teil der territorialen ♂♂ hatte Lippenverletzungen, die möglicherweise von Angriffen gegen Krebse und Seeigel stammten.

Entfernt man das territoriale ♂ bei einem Kampf mit einem anderen ♂, wird das Revier sofort vom neuen ♂ übernommen (schon nach 10 Minuten vertreibt es kleine Artgenossen und balzt ♀♀ an). Die bei der Übernahme im Revier befindlichen Eier werden vom neuen ♂ nicht bewacht und gepflegt, sondern gefressen!

7.2.3.2. Zupfen und Larvenspucken

Ein Stück eines Algenbüschels, an dem im Aquarium ein T.melanurus-Paar abgelaicht hatte, wurde in einer Petri-Schale im selben Aquarium aufbewahrt. Die daran hängenden Eier wurden regelmäßig unter dem Binokular kontrolliert. Nach sieben Tagen waren diese Eier von Fadenalgen und Diatomeen dicht bewachsen, nach 10 Tagen waren sie tot. Die Eier, die sich noch in der Obhut des ♂ befanden, waren nahezu frei von Bewuchs. Die ♂ ZUPFEN regelmäßig an den Eiern und halten sie vermutlich dadurch von Bewuchs frei.

Auf den Laichplatz driftende Algenstücke, kleine Schnecken und auf den Laichplatz gelegte kleine Steine werden vom ♂ mit dem Maul gepackt und zwei bis drei Körperlängen vom Laichplatz entfernt ausgespuckt (MAULTRAGEN).

Tote Eier werden aus dem Gelege entfernt. Hängen sie noch an einem Algenstück, werden sie durch Maultragen fortgeschafft, hängen keine Algen an ihnen, werden sie anscheinend gefressen: Gordina et al. (1972) fanden "Blennideneier" im Magen der T.tripteronotus ♂♂, nicht aber im Magen der ♀♀. Tripterygion-Eier sind Blennideneiern ähnlich (Eggert 1931), sie könnten daher von Gordina et al. mit diesen verwechselt worden sein. Dagegen fand Zander (pers. Kom.) im Magen von 60 untersuchten T.melanurus (unidentifizierte) Fischeier nicht nur bei 8 ♂♂, sondern auch bei 5 ♀♀.

Offen bleibt, woran das ♂ den Tod eines Eies erkennt. Vom ♂ aus dem Nest getragene Eier wurden unter dem Binokular untersucht: Sie waren tot (keine Blutzirkulation in den Embryonen), aber noch nicht angefault.

Nach dem Zupfen schwimmt das ♂ manchmal ein bis zwei Körperlängen nach oben ins Freiwasser und spuckt eine Larve aus, die dem Licht entgegen weiterschwimmt und von der Strömung fortgetragen wird. LARVENSPUCKEN kommt mit einer Frequenz von weniger als einmal pro Stunde vor. Da zur Beobachtungszeit pro Tag etwa 490 Eier im Revier des ♂ abgelegt wurden und wohl auch eine ähnlich hohe Zahl von Larven pro Tag schlüpft, kann Larvenspucken nicht der normale Schlüpfvorgang sein. Wenn beim Zupfen eine nahezu schlüpfbereite Larve aus der Eihülle

befreit wird, spuckt das ♂ sie wieder aus. Hochschwimmen, um die Larve auszuspucken, ist wahrscheinlich eine weitergehende Anpassung: Larven, die ans Substrat gespuckt würden, hätten eine schlechtere Chance, ins Plankton zu gelangen.

Die Entwicklung der Eier von T.melanurus konnte im Aquarium 12 Tage lang verfolgt werden (durch ein Versagen des Seewassersystems starben die Eier und das ♂ am 12. Tag). Bis zu diesem Zeitpunkt folgte die Entwicklung dem von Ruck (1973) für T.capito und T.robustum geschilderten Verlauf und war etwas schneller als die von T.capito, aber langsamer als die von T.robustum. Bei einer Wassertemperatur von 20°C wären die Larven also wahrscheinlich nach 19-20 Tagen geschlüpft.

Die Larven leben planktisch. Bei Banyuls habe ich die erste Postlarve (d.h. zum Bodenleben übergegangene) am 21. Juli gefangen: ein 18 mm langer T.xanthosoma (Totallänge) mit dem typischen Farbkleid B der Art.

b) Bei allen untersuchten Tripterygiiden, Cliniden, Chaenopsiden und Blenniiden bewacht das ♂ (und nur das ♂) das Gelege (vergl. Teil II).

Forsterygion varium (Tripterygiidae), der wie die mediterranen Tripterygiiden an exponierten Stellen ablaicht, befächelt die Eier nicht (Ruck pers. Komm.). Dagegen fächeln Tripterygion robustum, T.capito und Gilloblennius decemdigitatus, die ihre Eier in kleinen Höhlen (z.B. Haliotis-Schalen) oder auf der Unterseite von Steinen ablegen, mit Bewegungen der Brustflossen und des Schwanzes (Ruck 1973, Ruck pers. Komm.). Alle daraufhin untersuchten Cliniden (Guitel 1893, Breder 1941, Feder et al. 1974) und Blenniiden (z.B. Losey 1968, Wickler 1957) befächeln die Eier. Von Chaenopsiden gibt es keine Angaben über Brutpflege, außer daß auch bei ihnen das ♂ die Eier bewacht.

Blenniiden reiben oft mit dem Bauch über das Gelege (Abel 1964, Losey 1968, Qasim 1956, Wickler 1957, 1965a). Ob dabei, wie Wickler (1957) vermutet, antibakterieller Körperschleim übertragen wird, oder ob die Eier nur mechanisch gereinigt werden (Qasim 1956), ist noch nicht untersucht worden. Der Körperschleim adulter Blennius pholis ♂♂ und ♀♀ hatte keine hemmende Wirkung auf das Wachstum einiger mariner Bakterien

(Wirtz und Anrews, unveröffentlicht); allerdings wurden diese Untersuchungen außerhalb der Fortpflanzungszeit durchgeführt.

Betasten der Eier mit dem Maul und Zupfen an ihnen wurde auch bei einem Cliniden (Breder 1941) und einigen Blenniiden beobachtet (Losey 1968, Wickler 1957, 1965a, eigene Beobachtungen an Blennius tentacularis). Hypsoblennius (Losey 1968) und Blennius fluviatilis (Wickler 1957) entfernen tote Eier und spucken sie aus; ♂♂ von Blennius pholis und Ecsenius bicolor, die ein Gelege bewachen, haben gelegentlich Eier im Magen, bzw. im Kot (Qasim 1956, Wickler 1965a).

Bei dem Blenniiden Omobranchus anolius ist Larvenspucken anscheinend der normale Schlüpfvorgang; Larven, die nicht vom ♂ aus dem Gelege gespuckt werden, sterben innerhalb 2 Stunden (Thomson und Bennett 1953).

7.3. VERHALTENSWEISEN UNBEKANNTER FUNKTION

a) Siebenmal im Aquarium und einmal im Freiwasser wurde die Verhaltensweise BAUCHZEIGEN beobachtet. Das Tier schwimmt quer vor ein anderes (T-Stellung), kippt mit dem Körper so zur Seite, daß der Bauch dem anderen Tier zugewandt ist, und hebt die Brustflosse der zugewandten Seite hoch; die Rückenflossen sind dabei gespreizt.

Diese Verhaltensweise wurde bei allen drei Arten gesehen, fünfmal von einem ♀ zu einem ♂, einmal von einem ♂ zu einem ♀ (Freiwasserbeobachtung an T. tripteronotus; beide Tiere wurden anschließend gefangen und seziiert), einmal von einem ♂ zu einem Blennius sphynx und kurz darauf zu einem B. pavo. Vier der sieben Fälle wurden außerhalb der Fortpflanzungszeit beobachtet. Die beiden ♀♀ der Freilandbeobachtung hatten Schwanzschlagen ausgeführt; ein ♀ schwamm einige Körperlängen weg, kehrte um und schwamm wieder auf das andere ♀ zu, das daraufhin Bauchzeigen ausführte. Bauchzeigen ist also vermutlich eine Verhaltensweise aus dem agonistischen Funktionskreis.

Im Aquarium beobachtete ich zweimal bei einem T. melanurus ♂ und einmal bei einem T. tripteronotus ♂ BRUSTFLOSSENSCHWIRREN: Das ♂ legt sich wie beim Bauchzeigen leicht auf die Seite, hebt aber die Brustflosse nicht, sondern bewegt sie etwa 1/2 Sekunde mit hoher Frequenz

und geringer Amplitude. Das T.tripteronotus ♂ führte diese Verhaltensweise gegen ein parallel neben ihm sitzendes ♀ aus, das T.melanurus ♂ gegen den Beobachter, der sich mit dem Kopf der Aquarienscheibe näherte.

b) Vergleichbare Verhaltensweisen sind bei den verwandten Arten und Familien nicht beschrieben worden.

7.4. FLOSSENSTELLUNGEN

a) Unter Barschfischen sind die Tripterygiiden einzigartig durch den Besitz von drei getrennten Rückenflossen. Die hartstrahlige Rückenflosse wurde im Laufe der Evolution in zwei Einzelflossen geteilt. Eine solche Aufteilung macht nur Sinn, wenn die Flossen auch getrennt oder in unterschiedlichen Kombinationen verwendet werden. Auch die unterschiedliche Färbung der ersten und der zweiten hartstrahligen Rückenflosse weist auf eine unterschiedliche Funktion hin: Im Farbkleid A ist die erste Rückenflosse (D1) schwarz, die zweite und die dritte Rückenflosse (D2 und D3) sind rot wie der Körper. Im Farbkleid B ist die D1 silbrig glänzend, D2 und D3 sind transparent. Eine besondere Funktion der D2 im Zusammenhang mit der Fortpflanzung wird schließlich dadurch nahegelegt, daß bei adulten ♂♂ die ersten Strahlen der D2 verlängert sind.

Um die Theorie, daß es zwischen D1 und D2 funktionelle Unterschiede gibt, zu testen, wurde mehrere Wochen lang bei Banyuls sur Mer von jedem beobachteten T.tripteronotus ♀ oder territorialem ♂ die Stellung der Rückenflossen und die im gleichen Moment ausgeführte oder bis zu 3 Sekunden später folgende Verhaltensweise registriert.¹⁾ Änderte sich die Flossenstellung innerhalb der drei Sekunden, wurde nur die neue Stellung und die dabei ausgeführte Handlung registriert. Nach jeder Registrierung schwamm der Taucher weiter zu einem anderen Tier.

¹⁾ Der Zeitraum von 3 Sekunden ist arbiträr. Er wurde in Vorversuchen als technisch günstig ermittelt: Wählt man ihn kleiner, erhält man zu sehr hohem Anteil die Verhaltensweise "ruhig Sitzen", wählt man ihn größer, steigt die Zahl der Fälle, in denen sich während des Beobachtungszeitraumes die Flossenstellung ändert.

Durch voneinander unabhängige Bewegung der drei Einzelflossen lassen sich theoretisch 8 Stellungen mit voll aufgeklappten oder angelegten Flossen erzeugen. Registriert man auch das rhythmische Zucken der D1 (dabei wird sie etwa zweimal pro Sekunde an- und aufgeklappt), ergeben sich 12 theoretisch mögliche Kombinationen (vergl. Tabellen 3 und 4). Jede weniger als halb aufgerichtete Flosse wurde als angelegt ("-"), jede mehr als halb aufgerichtete Flosse als aufgerichtet ("+") gewertet.

Registriert wurden die folgenden sexuellen Verhaltensweisen (vergl. 7.2.2.1.): Bogenschwimmen, Achterschwimmen, Einschwimmen, Schlängeln und Zittern und die folgenden agonistischen Verhaltensweisen (vergl. 7.2.1.1.): Rammstoß, Schwanzschlagen, Hochbäumen, Fliehen und Stillsitzen in einer Kampfpause und außerdem Fressen und "Ruhig sitzen", d.h. das Tier führt die ganzen drei Sekunden lang keine auffällige Körperbewegung aus.

Zu Flossenstellung beim Schwimmen über kurze und lange Strecken siehe 7.1.1.

Tabellen 3 und 4 zeigen das Ergebnis der Messungen. Die Verteilung ist offensichtlich nicht zufällig: Bestimmte Stellungen treten bei bestimmten Verhaltensweisen häufiger auf, als nach einer Zufallsverteilung zu erwarten wäre; auch in dem Fall der einer Gleichverteilung noch am nächsten kommt (σ ruhig sitzen), ist die Verteilung mit $p < 0.0001$ nicht zufallsgemäß ($\chi^2 = 1757$).

Die drei Kombinationen --+, ++- und z+- treten nicht auf (sie wurden auch bei anderen Verhaltensweisen und während der übrigen Beobachtungszeit nicht gesehen).

Die Stellung --+ ist typisch für $\sigma\sigma$, die Sexualverhalten zeigen und $\sigma\sigma$, die in das σ Territorium einschwimmen. Die entsprechende Stellung mit aufgerichteter D1, ++-, tritt vor allem bei agonistischen Verhaltensweisen auf (bei ablaichenden $\sigma\sigma$ allerdings auch beim Zittern; das mit --+ schlängelnde σ richtet kurz vor dem Zittern die D1 auf).

Alle drei Rückenflossen angelegt sitzt das Tier in der Regel ruhig. Die D1 wird aufgerichtet, wenn ein Artgenosse sich nähert (zusätzliche, in den Tabellen nicht enthaltene Beobachtung) und beim Fressen.

Die anderen Flossenstellungen lassen sich den definierten Verhaltensweisen nicht eindeutig zuordnen.

D1 D2 D3	BOGEN= SCHWIMMEN	ACHTER= SCHWIMMEN	ZITTERN	RAMM= STOSS	SCHWANZ= SCHLAGEN	KAMPF= PAUSE	FLIEHEN	HOCH= BRÜMEN	FRESSEN	RUHG SITZEN
% - - -			1,5	1,7					3,5	48,7*
% + - -				21,4*					64,3*	31,9*
% + + -						2,3		4,1	2,3	4,7
% + + +				76,9*	100*	43,8*	100*	91,7*	12,3	8,4
% + - +										
% - + -										
% - + +	100*	100*	98,5*						1,2	0,6
% - - +										1,4
% Z - -									15,2	3,6
% Z + -								2,1		
% Z + +						53,9*		2,1	1,2	0,7
% Z - +										
n	113	193	189	117	101	88	106	97	171	548 Sn=1724

Tabelle 3 : Prozentuales Auftreten bestimmter Rückenflößen-Stellungen bei bestimmten Verhaltensweisen des δ^1 .

+ = Flosse aufgerichtet. - = Flosse angelegt. z = Flosse zuckt rhythmisch.

n = Anzahl der Beobachtungen. * = signifikant ($p < 0.05$) häufiger als beizufallverteilung erwartet (χ^2 Test).

D1	D2	D3	EIN= SCHWIMMEN	SCHLÄNGELN	ZITTERN	RAMM= STOSS	SCHWANZ= SCHLAGEN	FLIEHEN	HOCH= BÄUMEN	FRESSEN	RUHIG SITZEN
g	-	-		29,1*	28,5*						24,4*
g	+	-			3,9					76,6*	47,8*
g	+	+			67,6*	100*	100*	100*	100*	11,9	15,9*
g	+	+		10,1							10,4
g	+	+									
g	-	+									
g	-	+									
g	-	+	100*	60,8*							
g	-	+									
g	-	-								11,5	0,5
g	z	-									1,0
g	z	+									
g	z	+									
g	z	-									
g	z	+									
n			15	79	77	56	19	64	46	201	383

Sn = 939

Tabelle 4 : Prozentuales Auftreten bestimmter Rückenflößen-Stellungen bei bestimmten Verhaltensweisen des g .
 Zeichenklärung : siehe Tabelle 3

Ob bestimmte Stellungen das Verhalten des Artgenossen beeinflussen, also Signalfunktion haben, müßte speziell untersucht werden. Naheliegend ist folgende Interpretation: Die aufgerichtete D1 signalisiert Artgenossen, Distanz einzuhalten; nur wenn das Näherkommen des Artgenossen keine agonistischen Reaktionen auslöst, ist die D1 angelegt. Gegen diese Interpretation spricht allerdings, daß das Aufrichten der D1 beim ♀ im Kontext des Abblaus gerade das Gegenteil zu bedeuten scheint, nämlich ein Signal für das ♂, zum ♀ zu kommen und das Ei zu besamen.

b) Elenniden spreizen sowohl bei agonistischen als auch bei sexuellen Verhaltensweisen beide Rückenflossen. Bei ruhig sitzenden Tieren sind beide Rückenflossen angelegt. Bei schwimmenden Tieren sind manchmal beide Rückenflossen gespreizt, oft aber nur die zweite (eigene Beobachtungen).

Cliniden (eigene Beobachtungen an Clinitrachus argentatus und Malacoctenus africanus) und der Chaenopside Emblemaria pandionis (Wickler 1964) spreizen beide Rückenflossen beim Kampf. Andere Beobachtungen über Flossenstellungen bei bestimmten Verhaltensweisen liegen nicht vor.

8. DISKUSSION

8.1. Sexualverhalten

8.1.1. Satelliten-♂♂

Die Interpretation, daß Satelliten-♂♂, wenn sie zu einem abblausenden Paar springen, Sperma ausstoßen, ist naheliegend. Eier aus dem Gelege stehlen und fressen könnten sie auch bei anderen Gelegenheiten (z.B. wenn das ♂ sein Revier gegen ein anderes ♂ verteidigt), man sieht sie aber ausschließlich bei abblausenden Paaren. Die in der Mehrzahl nicht territorialen Satelliten-♂♂ können so auch ohne den Besitz eines Territoriums Nachkommen erzeugen und sogar die Brutpflege einem anderen ♂ aufbürden.

Satelliten-♂♂, die schon Eier befruchtet haben (also insbesondere Nachbar-♂♂), könnten einen weiteren Vorteil haben, wenn sie als Satelliten-♂♂ agieren: Das territoriale ♂ übernimmt die Hauptlast beim Vertreiben der Satellitentiere (sexual defense); dabei verpaßt es oft das Zittern des ♀ und das Ei ist möglicherweise unbesamt. Indem es den Fortpflanzungserfolg anderer ♀♀ erniedrigt (sexual interference), erhöht das Satelliten-♂ seinen eigenen relativen Fortpflanzungserfolg.

Daß Nachbar-♂♂ bei der Annäherung an ein ablaichendes Paar die rote Körperfärbung und auch weitgehend die dunkle Kopffärbung ablegen, könnte vom Effekt her einer ♀-Mimikry entsprechen. Zweimal habe ich gesehen, daß ein ♂ am Ende einer Ableichsequenz ein Satellitentier anbalzte (gerichtetes Bogenschwimmen), das aber floh. Inspektion der Gonaden zeigte in beiden Fällen, daß das Satellitentier ein ♂ war. Die ♀♀ ähnlich sehenden Satelliten-♂♂ können sich dem ablaichenden Paar vermutlich besser nähern, ohne schon aus weiter Entfernung angegriffen zu werden.

Satelliten-♂♂ wurden auch schon bei einigen anderen Fischen beobachtet: Pungitius (Morris 1952 - Aquarienbeobachtungen), Salmo (Jones und King 1952 - Aquarium), Crenilabrus (Fiedler 1964 - Freiwasser), Gasterosteus (van den Assem 1967 - Aquarium), Polycentrus (Barlow 1967 - Aquarium), Tilapia (Albrecht 1968 - Freiwasser), Lepomis (Keenleyside 1972 - Freiwasser), Cyprinodon (Brown 1974 - Freiwasser), Poeciliopsis (Constantz 1975 - Freiwasser und Aquarium). Wenn ♀♀ nur bei territorialen ♂♂ ablaichen, ist die Satelliten-♂♂-Strategie die einzige Möglichkeit für nicht territoriale ♂♂, Nachkommen zu erzeugen.

8.1.2. Sexuelle Selektion und Sexuelle Isolation

Ein laichwilliges ♀ kann zwischen mehreren ♂♂ wählen. Eine Folge von sexueller Selektion der ♂♂ durch die ♀♀ ist regelmäßig ein "lowered threshold of response to stimulation by feminine characters" des ♂ (Selander 1972). Das könnte der Grund dafür sein, daß die T.tripteronotus und T.xanthosoma ♂♂ die ♀♀ der fremden Art anbalzen, obwohl dies vermutlich für sie nachteilig ist, denn balzende ♂♂ ver-

brauchen mehr Energie als wartende und sind nicht nur für ♀♀, sondern auch für Raubfeinde auffälliger.

Intersexuelle Selektion könnte auch erklären, warum nicht nur das ♂, sondern auch das ♀ Satelliten-♂♂ vertreibt (die einzige Gelegenheit, bei der ein ♀ ein ♂ angreift). Das territoriale ♂ hat seine Durchsetzungsfähigkeit bereits dadurch bewiesen, daß es die Größe (das Alter) territorialer ♂♂ erreicht hat und ein Territorium hält. Die kleinen Satelliten-♂♂ haben ihre Überlebensfähigkeit noch nicht bewiesen, die großen Satelliten-♂♂ könnten zu denen gehören, die zu schwach waren, ein Territorium zu erobern.

Wenn zwei ♀♀ am Laichplatz kämpfen, greift das ♂ nicht ein. Das ♂ hätte einen höheren Fortpflanzungserfolg, wenn es mit beiden laichen könnte. Wenn es aber nur mit einem der beiden ablaichen kann und wenn die beiden ♀♀ sich sonst gleichen (also aggressivere ♀♀ nicht schlechtere Fortpflanzungspartner sind), sollte es die Siegerin des Kampfes bevorzugen (den Kampf also nicht selbst entscheiden), da seine Nachkommen mit ihr wahrscheinlich stärker sind. Warum aber kämpfen die ♀♀? Während für das ♂ ein weiteres ♀ Gewinn bedeutet, bedeutet es für das bereits ablaichende ♀ Verlust: Das ♂ würde einige Male versäumen, ihre Eier zu befruchten, weil es gerade bei dem anderen ♀ ist. Daß ♀♀ zu bereits ablaichenden Paaren schwimmen, statt zu einem anderen ♂, und noch das zusätzliche Investment eines Kampfes um das ♂ auf sich nehmen, läßt sich bei der bestehenden hohen ♂-Dichte wohl nur dadurch erklären, daß die ♂♂ oder deren Territorien für die ♀♀ nicht gleichwertig sind und bestimmte ♂♂ einen höheren Aufwand wert sind.

Da nie Paarungen zwischen den beiden Arten angetroffen wurden, ♂♂ aber die ♀♀ der fremden Art anbalzen, muß der Isolationsmechanismus zwischen ihnen im Verhalten der ♀♀ liegen. Am nächstliegenden wäre es, daß T.xanthosoma ♀♀ nur auf balzende gelbe ♂♂, tripteronotus ♀♀ nur auf balzende rote ♂♂ reagieren. Der gleiche Isolationsmechanismus könnte zwischen T.xanthosoma und T.melanurus bestehen. Mit einer einfachen Farbwahl der ♀♀ läßt sich aber nicht erklären, daß auch nie Paarungen zwischen T.tripteronotus und T.melanurus angetroffen wurden (die ♂♂ beider Arten haben einen roten Körper und einen schwarzen Kopf). Die ♀♀ können anscheinend die ♂♂ ihrer Art an zusätzlichen Kriterien erkennen.

8.1.3. Die Befruchtung der Eier - Zur Evolution von innerer Befruchtung und Viviparität

Bei den Blenniiden erfolgen Ei- und Spermaabgabe nacheinander, bei den Tripterygiiden und Cliniden gleichzeitig. Je stärker die Wasserturbulenz und je weiter das ♂ vom ♀ entfernt ist, desto größer ist die Gefahr, daß das Sperma des ♂ das Ei nicht erreicht oder daß das Sperma eines anderen ♂ (Satelliten-♂!) das Ei eher erreicht. Bei starker Wasserturbulenz und bei Konkurrenz durch Satelliten-♂ besteht ein Selektionsdruck auf ♂ und ♀, Eier und Spermien gleichzeitig und möglichst nahe beieinander abzugeben: Das ♀ (daran interessiert, daß ihre Eier von dem gewählten ♂ befruchtet werden) signalisiert dem ♂ den Zeitpunkt der Eiablage und das ♂ springt zur Besamung dicht neben sie. Im Extremfall könnte diese Entwicklung zur inneren Befruchtung führen: Das erste ♂, das sein Sperma in das ♀ plaziert, hat seine Konkurrenten ausgeschaltet und seinen relativen Fortpflanzungserfolg erhöht. Wenn der Evolutions-schritt zur inneren Befruchtung getan ist, können die befruchteten Eier länger und länger im Körper des ♀ zurückgehalten werden, kann sich Ovoviviparität und Viviparität entwickeln. Ovoviviparität tritt bei vielen Vertretern der mit den Tripterygiiden nahe verwandten Cliniden auf (vergl. Teil II).

8.2. Brutpflege und kin-selection

Die Eier werden vom ♂ bewacht. Dabei haben nicht einfach "Eier", d.h. eine Konfiguration einfacher Schlüsselreize, die man mit "Ei-Attrappen" nachahmen könnte, eine auslösende Wirkung auf die Brut-pflegetätigkeit des ♂. Die Mindestanforderungen des ♂ sind viel ge-nauer: Bewacht und gepflegt werden nur lebende Eier, die mit hoher Wahrscheinlichkeit vom ♂ selbst befruchtet wurden. Eier, die diesen Kriterien nicht genügen, werden gefressen.

8.3. Hochbäumen

Die Verhaltensweise "Hochbäumen" (vergl. 7.2.1.1.) wurde zwar am häufigsten in agonistischem Kontext beobachtet, trat aber auch in Fällen auf, die man eventuell als "Konfliktsituationen" verallgemeinern könnte (vergl. 7.2.1.5.). Hochbäumen könnte wie das Nicken der Blenniiden (Wickler 1963, p 669) auf einem Konflikt zwischen den einander widerstrebenden Tendenzen beruhen, am Ort zu bleiben oder abzuschwimmen.

Hochbäumen, Hohlkreuz und Wippen gleichen einander in vielen Untermerkmalen, ersetzen einander bei verschiedenen Intensitäten des Kampfes und können fließend ineinander übergehen; sie könnten homonyme Verhaltensweisen sein.

Nicken der Blenniiden und Hochbäumen der Tripterygiiden sind einander formal ähnlich: Sie bestehen aus rhythmischem Heben und Senken des Vorderkörpers. Wendet man die Homologiekriterien auf diese Bewegungen an, zeigt sich, daß Nicken und Hochbäumen homologe Verhaltensweisen sind:

- a) Kriterium der speziellen Qualität: Die Hoch-Bewegung erfolgt bei beiden Verhaltensweisen durch Kontraktion der Rückenmuskulatur (nicht wie bei vielen Gobiiden durch Hebelwirkung der Bauchflossen gegen das Substrat); wenn sie nicht schon vorher gespannt war, wird bei der Hoch-Bewegung die Rückenflosse aufgerichtet; die Afterflosse kann, muß aber nicht aufgerichtet sein; Nicken und Hochbäumen treten auch als "Konflikthandlung" auf (siehe oben); sie können beide in die wiederum ähnlichen Formen Hohlkreuz und Wippen übergehen. Hochbäumen und Nicken unterscheiden sich im Grad, in dem der Rücken durchgebogen wird - während er bei Tripterygion nur leicht gebogen wird, machen Blenniiden ein starkes Hohlkreuz und der Kopf hebt sich relativ höher.
- b) Kriterium der Lage im Gefügesystem: Wie Wickler (1963) zeigte, entspricht die Hoch-Bewegung einer Intentionsbewegung für "Hinschwimmen". Bei Blenniiden und Trpterygiiden folgt das auf den Gegner zu Schwimmen auf die Hochbewegung.

Vermutlich ist auch das von Robins et al. (1959) erwähnte rhythmische Heben und Senken des Kopfes bei Chaenopsis alepidota dem Nicken

und Hochbäumen homolog, die Beschreibung ist aber zu wenig detailliert, um diese Vermutung zu belegen.

Eine dem Nicken/Hochbäumen homologe Verhaltensweise wurde bisher bei keiner anderen Fischgruppe gefunden. Nicken und Hochbäumen können als gemeinsames spezialisiertes Merkmal der Tripterygiiden und Blenniiden (vielleicht auch der Chaenopsiden) aufgefaßt werden und bestätigen damit deren aufgrund morphologischer Gemeinsamkeiten angenommene Verwandtschaft.

8.4. Grundfischkonvergenzen

Beim Vergleich des Verhaltens einiger Grundfische stellte Wickler (1957, 1958, 1959a+b, 1960, 1971) Ähnlichkeiten zwischen ihnen fest und bezeichnete einige Verhaltensweisen als "typisch grundfischhaft" oder als "bei Grundfischen allgemein verbreitet" (1958):

a) Fächeln durch Schlängelbewegungen des Körpers und des Schwanzes (1958 p 435; 1959a p 416), b) Graben einer Höhle (1958 p 441), c) ein bestimmter Fortpflanzungstyp (1958 p 441), d) hüpfende Fortbewegung durch synchrones Anklappen der Brustflossen (1960 p 49).

Nicht ausgeschlossen wurde jeweils, daß die gleiche Verhaltensweise auch bei nicht am Boden lebenden Fischen allgemein verbreitet oder sogar am häufigsten ist.

Zu a) Die einzigen nicht am Boden lebenden Fische, die das Gelege mit dem Schwanz befächeln, sind meines Wissens Pomacentriden (vergl. Fricke 1973). Dagegen tritt Schwanzfächeln bei vielen nicht näher miteinander verwandten Grundfischen auf (vergl. Breder und Rosen 1966, Balon 1975), möglicherweise sogar bei allen Grundfischen, die das Gelege überhaupt befächeln. Schwanzfächeln ist also eine echte Grundfischkonvergenz.

Zu b) Graben einer Höhle, in der abgelaidet wird oder in der der Fisch ruht, tritt auch bei einigen wenigen Fischen auf, die keine Grundfische sind (z.B. einigen Cichliden). Graben einer Höhle tritt bei vielen nicht näher miteinander verwandten Grundfischen auf (vergl. Breder und Rosen 1966, Balon 1975). Auch diese Verhaltensweise ist eine echte Grundfischkonvergenz.

Zu c) Die folgende Fortpflanzungsweise ist "typisch für Bodenfische (nicht berücksichtigt sind Arten, die ihre Eier einfach verstreuen oder pelagische Eier haben), d.h. am häufigsten vorkommend..." (Wickler 1958 p 441/442): Das ♂ verteidigt ein Gebiet gegen Konkurrenten und läßt nur laichreife ♀♀ herein; nur das ♂ pflegt die Brut; gewöhnlich laichen mehrere ♀♀ bei ein und demselben ♂. Wie in Teil II gezeigt wird, treten allerdings bei den mit Blenniiden und Tripterygiiden nahe verwandten Familien Anarhichadidae, Pholidae und Stichaeidae andere Fortpflanzungsweisen auf, obwohl auch sie Grundfische sind. Außerdem ist die oben beschriebene Fortpflanzungsweise auch bei vielen nicht näher mit einander verwandten nicht am Boden lebenden Fischen gefunden worden. Ob sie bei Grundfischen häufiger auftritt als bei Fischen, die nicht am Boden leben (wenn man bei letzteren ebenfalls Arten unberücksichtigt läßt, die ihre Eier einfach verstreuen oder pelagische Eier haben), bleibt fraglich. Das Auftreten der beschriebenen Fortpflanzungsweise bei einem Grundfisch sollte deshalb nicht als Grundfischkonvergenz bezeichnet werden.

Zu d) Grundfische haben konvergent das Schwimmblasenvolumen reduziert oder die Schwimmblase verloren. Sie liegen am Boden auf und müssen beim Abschwimmen nicht nur Vortrieb, sondern auch Auftrieb erzeugen. Beim Abschwimmen wird der Vorderkörper etwas angehoben, dann schlagen bei den meisten Grundfischen die Brustflossen synchron nach hinten. Für kurze Strecken werden in der Regel die Brustflossen wiederholt angeklappt. Auch bei einigen nicht am Boden lebenden Fischen werden die Brustflossen als Hauptantriebsorgan verwendet (vergl. Wickler 1960). Da aber das Brustflossen-Schwimmen bei Grundfischen viel weiter verbreitet ist, bei zahlreichen nicht näher miteinander verwandten Grundfisch-Familien auftritt, auch bei solchen, deren freischwimmende Verwandten ganz anders schwimmen (z.B. Cobitidae verglichen mit Cyprinidae), kann Brustflossen-Schwimmen als Grundfischkonvergenz bezeichnet werden.

e) Beim Abschwimmen wird der Vorderkörper leicht angehoben. Aus einer Intentionsbewegung zum Abschwimmen könnte das Aufrichten des Vorderkörpers beim Drohen entstanden sein. Einige nicht näher miteinander verwandte Grundfische heben zum Drohen den Vorderkörper hoch (Abb. 9);

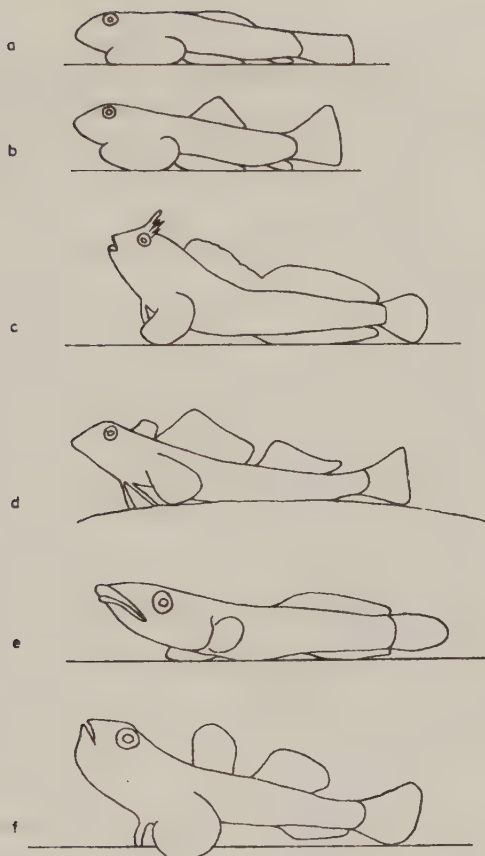


Abbildung 9 : Drohhaltung einiger Grundfische

- a) Gastromyzon borneensis : normale Haltung (nach Wickler 1971)
- b) Gastromyzon borneensis : Drohhaltung (nach Wickler 1971)
- c) Blennius incognitus : Drohhaltung (nach einer Fotografie)
- d) Tripterygion melanurus : Hochbäumen (nach einer Fotografie)
- e) Lepadogaster lepadogaster : Drohhaltung (nach einer Fotografie)
- f) Gobius minutus : Kopfheben und Mundbodensenken (nach Kinzer 1960)

diese Bewegung kann auch rhythmisch wiederholt werden. Eine ähnliche Drohbewegung kenne ich von freischwimmenden Fischen nicht. Anheben des Vorderkörpers beim Drohen könnte also ebenfalls eine Grundfisch-konvergenz sein.

8.5. Die Evolution der ostatlantischen und mediterranen

Tripterygion Arten

Das Mittelmeer war vor etwa 6 Millionen Jahren trocken (Hsü et al. 1973, Hsü 1974). Alle Arten, die das Mittelmeer heute bewohnen, müssen daher entweder durch die Straße von Gibraltar eingewandert sein, aus dem Süßwasser eingewandert sein, oder sich seither im Mittelmeer aus ursprünglichen Einwanderern entwickelt haben (neuerdings findet auch durch den Suez-Kanal Einwanderung ins Mittelmeer statt). Wie Ekman (1935, 1967) zeigte, kam die Mehrzahl der Einwanderer aus dem westafrikanischen Raum. Zander und Heymer (1970) nahmen an, daß Tripterygion tripteronotus aus dem westafrikanischen Raum ins Mittelmeer einwanderte, dort zuerst T.xanthosoma und bei einer späteren Einwanderung T.melanurus abspaltete (Abb. 10a). Als dann T.xanthosoma bei den Kanarischen Inseln gefunden wurde, nicht aber T.tripteronotus, änderten sie (Zander und Heymer 1976) ihre Theorie dahingehend, daß T.xanthosoma der ursprüngliche Einwanderer ins Mittelmeer war (Abb. 10b). Die in der vorliegenden Arbeit geschilderten Verhaltensbeobachtungen sowie morphologische Untersuchungen an dem ostatlantischen T.delaisi (eigene unveröffentlichte Beobachtungen) legen nun eine andere Hypothese über die Evolution der ostatlantischen und mediterranen Tripterygion Arten nahe (Abb. 10c): Der gemeinsame ostatlantische Vorfahre, der möglicherweise mit T.delaisi identisch ist, ist dreimal ins Mittelmeer eingewandert. Zwischen den Einwanderungswellen waren die Mittelmeer-Populationen jeweils solange isoliert, daß Isolationsmechanismen entstanden. Die erste Einwandererwelle entwickelte sich zu T.melanurus, die zweite zu T.tripteronotus und die dritte (möglicherweise noch heute stattfindende) zu T.xanthosoma.

Diese Hypothese beruht auf folgenden Daten und Überlegungen:

- a) T.melanurus hat im östlichen und westlichen Becken des Mittelmeeres

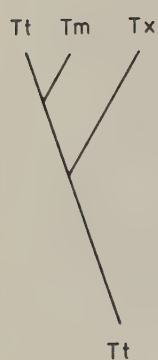
Je eine in Morphologie und Färbung unterscheidbare Unterart (Zander und Heymer 1976); T.tripteronotus im östlichen und westlichen Mittelmeer unterscheiden sich in der Färbung (Zander und Heymer 1976); T.xanthosoma hat anscheinend keine unterschiedlichen Populationen im östlichen und westlichen Mittelmeer. Dies legt nahe, daß die Arten unterschiedlich lange im Mittelmeer sind und daher unterschiedlich oft von periodischen Isolierungen des östlichen und westlichen Beckens betroffen wurden. Die Reihenfolge der Einwanderung ins Mittelmeer drückt sich also im Grad der Verschiedenheit der Populationen im Ost- und Westbecken aus.

b) T.tripteronotus und T.xanthosoma sind einander morphologisch ähnlicher als jeder von ihnen T.melanurus (Zander und Heymer 1970).

c) T.tripteronotus und T.xanthosoma sind einander im Sexualverhalten ähnlicher als T.melanurus, der in Bogenschwimmen, Zittern und Farbwechsel des ♀ beim Abbläuen eine Sonderstellung einnimmt.

d) Der ostatlantische T.delaisi ist von allen mediterranen Arten T.xanthosoma am ähnlichsten (eigene Beobachtungen).

e) Nimmt man an, daß sich Achterschwimmen aus dem Bogenschwimmen entwickelt hat (was durch die Übergangsformen bei T.delaisi und T.melanurus nahegelegt wird), haben T.tripteronotus und T.xanthosoma eine weiter entwickelte Form des Achterschwimmens als T.melanurus. T.melanurus stammt also wahrscheinlich von keinem der beiden direkt ab, da man sonst annehmen müßte, daß er sich in der Verhaltensweise Achterschwimmen zu einem Übergangsstadium zwischen Bogenschwimmen und Achterschwimmen zurückentwickelt hat.



a



b



c

Abbildung 10 : Hypothesen zur Evolution der ostatlantischen und mediterranen Tripterygion Arten.

a) Zander und Heymer 1970; Zander pers. Kom.

b) Zander und Heymer 1976; Zander pers. Kom.

c) diese Arbeit

Erklärung siehe Text

TEIL II

DAS FORTPFLANZUNGSVERHALTEN BLENNIOIDER FISCHE - EINE
ÜBERSICHT MIT KOMMENTAREN ZU FORTPFLANZUNGSSTRATEGIEN
BENTHISCHER FISCHE

ZUSAMMENFASSUNG

Die Arbeit gibt eine Übersicht über das Fortpflanzungsverhalten von 110 Arten aus 53 Gattungen der 16 Familien blennioider Fische. Mit Ausnahme einiger lebendgebärender Arten der Familien Clinidae und Ophichlinidae legen sie alle demerse Eier auf engem Raum konzentriert und bewachen das Gelege. Das Gelege wird entweder nur vom ♂ bewacht (Blenniidae, Chaenopsidae, Clinidae, Congrogadidae, Dactyloscopidae, Pholidae, Stichaeidae, Tripterygiidae) oder von beiden Eltern (Anarhichadidae, Pholidae, Stichaeidae) oder nur vom ♀ (Anarhichadidae, Pholidae, Stichaeidae). Über das Fortpflanzungsverhalten von 6 der 16 Familien gibt es keine Angaben.

In einem theoretischen Ansatz, Ursachen unterschiedlicher Fortpflanzungsstrategien benthischer Fische zu finden, wird das Fortpflanzungsverhalten in einander paarweise ausschließende Verhaltensweisen zerlegt (z.B. Befruchtung intern - extern, Eier verstreuen - auf engem Raum konzentrieren, ♂ wacht - ♀ wacht, Monogamie - Polygamie, etc.). Dann werden Faktoren diskutiert, die die Ausbildung einer der beiden gegensätzlichen Verhaltensweisen wahrscheinlicher machen können als die Ausbildung der anderen.

Unter anderem werden die folgenden Beziehungen hergestellt: Die Anwesenheit von ♂♂, die die Sperma zu einem ablaichenden Paar abgeben (Satelliten-♂♂) erhöht die Wahrscheinlichkeit für die Ausbildung interner Befruchtung. Die Produktion pelagischer Eier ist umso unwahrscheinlicher, je größer die Gefahr ist, daß sie in ein ungünstiges Habitat verdriftet werden. Läßt man Unterschiede in der Auffälligkeit unberücksichtigt, kann Verstreuen der Eier und Ablichten des ♀ mit mehreren ♂♂ nicht die Höhe des Verlustes an Eiern minimalisieren, sondern nur das Risiko des Totalverlustes. Bewachen der Eier, Bewachen durch beide Elterntiere und Monogamie könnten mit zunehmender Dauer der Eientwicklung (z.B. in kälterem Wasser) wahrscheinlicher werden. Je mehr die Nahrungsaufnahme des bewachenden Elterntieres behindert ist, desto weniger wahrscheinlich wird das ♀ das Gelege bewachen.

EINLEITUNG

Ein Vergleich des Verhaltens eines Blenniiden (Blennius fluviatilis) und einiger gobiider und cottider Fische zeigte einige auffallende Ähnlichkeiten (Wickler 1957). Spätere Untersuchungen an einem am Boden lebenden Cichliden, einer Schmerle und anderen am Grund lebenden Fischen führten Wickler dazu, einige dieser Ähnlichkeiten als Verhaltenskonvergenzen am Boden lebender Fische zu interpretieren (Wickler 1957, 1958, 1959a, 1959b, 1960, 1971).

Der Zweck der folgenden Arbeit ist (1) die bekannten Daten über das Fortpflanzungsverhalten blennioider Fische zusammenzustellen und (2) ihre Fortpflanzungsstrategien miteinander und mit denen anderer Fische zu vergleichen, indem Faktoren angeführt werden, die der Grund für unterschiedliche Fortpflanzungsstrategien sein können.

Die barschartige Unterordnung Blennioidei besteht aus 15 Familien (Greenwood et al. 1966). Springer (vergl. Springer und Freihofer 1976) plant, die Familie Dactyloscopidae (bisher in der Unterordnung Trachinoidei) in die Blennioidei aufzunehmen. Ich habe sie deshalb in der Übersicht bereits berücksichtigt.

Breder und Rosen (1966) waren die letzten, die die Daten über das Fortpflanzungsverhalten blennioider Fische zusammenstellten. Sie behandelten 22 Arten von 15 Gattungen aus 6 Familien. Seither wurden viele weitere Arten und Gattungen untersucht. Unveröffentlichte Beobachtungen des Autors und von Kollegen, die ihre Unterstützung boten, vervollständigen die Daten aus der Literatur. Die Übersicht enthält nun Angaben über das Fortpflanzungsverhalten von 110 Arten von 53 Gattungen aus 10 Familien.

DARSTELLUNGSWEISE

Im Übersichts-Teil des Textes werden die Familien in alphabetischer Reihenfolge angeführt. Die Verhaltensweisen werden durch die Buchstaben a bis k symbolisiert; die Bedeutung der Buchstaben geht aus dem folgenden Abschnitt "Terminologie" hervor.

Wo mir mehrere Arbeiten über das Fortpflanzungsverhalten der selben Art vorlagen, habe ich nur die ausführlichsten zitiert.

TERMINOLOGIE

a = (ovo)vivipar

b = eierlegend

c = pelagische Eier

d = demerse Eier

e = Eier ans Substrat befestigt

f = Eier nicht ans Substrat befestigt

g = Eier verstreut

h = Eier konzentriert

i = Eier in mehreren Lagen (häufig als Eiballen)

j = Eier in einer Lage

k = Eier in einer Höhle (unter einem Stein, in einer Muschel, etc.)

l = Eier nicht in einer Höhle

m = Eier bewacht

n = Eier unbewacht

o = das Männchen wacht

p = das Weibchen wacht

q = beide Geschlechter wachen

r = das Weibchen laicht nur einmal pro Brutseason

s = das Weibchen laicht mehrmals in einer Brutseason

t = die bewachten Eier sind in unterschiedlichen Entwicklungsstadien

u = die bewachten Eier stammen von einem einzigen Weibchen

v = die bewachten Eier stammen von mehreren Weibchen

Blenniidae

ungefähre Zahl der Gattungen: 45

ungefähre Zahl der Arten: 300

Information über das Fortpflanzungsverhalten von 49 Arten aus 15 Gattungen.

Während der Fortpflanzungszeit laichen die ♀♀ mehrfach ab. Die Eier sind in einer einschichtigen Lage aus Substrat befestigt. Sie werden vom ♂ bewacht. Die bei einem ♂ gefundenen Eier sind oft in verschiedenen Entwicklungsstadien; in einigen Fällen ist bekannt, daß sie von verschiedenen ♀♀ abgelegt wurden. Die zwei Berichte über ♀♀, die Eier bewachen, sollten überprüft werden.

Tribus Blenniini

	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	
<i>Blennius basilliscus</i>		b		d	e			h		j	k		m		o				s	t		v	Heymer pers. Kom.
<i>B. cenevæ</i>		b		d	e			h		j	k		m		o				t		v		Abel 1964, Wirtz unveröff.
<i>B. cornutus</i>		b		d				h			k		m		o								Smith und Smith 1966
<i>B. cristatus</i>		b		d	e			h		j	k		m		o					t			Raju 1971: <i>B. steindachneri</i>
<i>B. delmatus</i>		b		d	e			h		j	k		m		o					t			Wirtz unveröff.
<i>B. fluviatilis</i>		b		d	e			h		j	k		m		o				s	t		v	Wickler 1957
<i>B. gattorugine</i>		b		d	e			h		j			m		o				s	t		v	Wirtz unveröff.
<i>B. incognitus</i>		b		d	e			h		j	k		m		o				s	t		v	Abel 1964: <i>B. inaequalis</i> , Casimir per. Kom.
<i>B. nigriceps</i>		b		d	e			h		k		m		o					s	t			Büchner 1976

	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	
<i>B. ocellaris</i>	b	d	e					h		j	k		m		o					t			Pieron 1914
<i>B. pavo</i>	b	d	e					h		j	k		m		o				s	t		v	Fishelson 1963, Roth 1973
<i>B. pholis</i>	b	d						h		j	k		m		o				s	t		v	Qasim 1956, 1957
<i>B. roulei</i>	b	d	e					h		j	k		m		o				s	t		v	Heymer und de Ferret 1976, Heymer pers. Kom.
<i>B. sanguiinolentus</i>	b	d	e					h		j	k		m		o					t			Wirtz unveröff.
<i>B. spynx</i>	b	d	e					h		j	k		m		o					t			Guttel 1893
<i>B. tentacularis</i>	b	d	e					h		j	k		m		o				s	t		v	Wirtz unveröff.
<i>B. yatabei</i>	b	d	e					h		k		m		o									Iwai 1963
<i>B. zvonimiri</i>	b	d	e					h		j	k		m		o				s	t		v	Casimir pers. Kom.
<i>Chasmodes bosquianus</i>	b	d	e					h		j	k		m		o				s	t		v	Tavolga 1958, Phillips 1971
<i>C. saburrae</i>	b	d	e					h		j	k		m		o								Farr pers. Komm.
<i>Coryphoblennius galerita</i>	b	d	e					h		j	k		m		o				s	t		v	Guttel 1893; Blennius montagu
<i>Hyppleurochilus geminatus</i>	b	d	e					h		j	k		m		o				s	t			Hildebrand und Cable 1938
<i>Hypsoblennius gentilis</i>	b	d	e					h		k		m		o					s	t			Losey 1969, Stephens et al. 1970
<i>H. gilberti</i>	b	d	e					h		k		m		o					s	t		v	Stephens et al. 1970

	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v		
H.hentz		b		d	e			h		j	k		m		o				s	t		v	Hildebrand und Cable 1938	
H.jenkinsi		b		d	e			h			k		m		o				s	t		v	Losey 1969, Stephens et al. 1970	
H.robustus		b		d	e			h			k		m		o									Losey 1969

Tribus Salarini

	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	
Alticus andersoni		b		d	e			h					m			p							Harms 1929: Salarinas a.
A.saliens		b		d	e			h			k		m		o					t		v	Abel 1973
Eosentus bicolor		b		d	e			h		j	k		m		o				s	t		v	Wickler 1965
E.mandibularis		b		d	e			h		j	k		m		o				s	t		v	Russell pers. Kom.
E.yaeyamensis		b		d	e			h		j	k		m		o				s	t		v	Russell pers. Kom.
Entomacrodus vermiculatus		b		d	e			h			k		m		o								Abel 1973
Istiblennius dussumieri		b		d	e			h		j	k		m		o						u		Joshi und Joshi 1971
I.edentulus		b		d	e			h		j	k		m		o					t			Mito 1954: Salarinas enosimae
I.zebra		b		d	e			h			k		m		o					t			Phillips 1977
Salarinas fasciatus		b		d	e			h		j	k		m		o				s	t		v	Russell pers. Kom.

Clinidae

ungefähre Zahl der Gattungen: 30 ungefähre Zahl der Arten: 145
Information über das Fortpflanzungsverhalten von 23 Arten aus 12 Gattungen.

Die ♀♀ der Clinini sind ovovivipar oder möglicherweise vivipar, die der Myxodini eierlegend; bei den Labrisomini sind die ♀♀ der Gattung *Starkisia* (ovo)vivipar (Springer 1970). In den meisten Fällen wird jedoch nur aus der Anwesenheit eines Penis bei den ♂♂ auf (Ovo)viviparität geschlossen; sie ist in den angegebenen Fällen direkt belegt. Bei den eierlegenden Arten laichen die ♀♀ mehrmals in einer Fortpflanzungsperiode ab. Die Eier formen einen Ballen oder eine einschichtige Lage und werden vom ♂ bewacht. Die bei einem ♂ gefundenen Eier befinden sich manchmal in unterschiedlichen Entwicklungsstadien; in einem Falle ist bekannt, daß sie von verschiedenen ♀♀ gelegt wurden.

[illegible]

Tripus Clinini

	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v
<i>Blenniocolinus brachycephalus</i>	a																					
<i>Clinus acuminatus</i>	a																					
<i>C. agilis</i>	a																					
<i>C. berrisfordi</i>	a																					
<i>C. cottoidea</i>	a																					
<i>C. superciliosus</i>	a																					
<i>Cristiiceps australis</i>	a																					
<i>C. aurentiacus</i>	a																					
<i>Eriocentrus rubrus</i>	a																					
<i>Pavoclinus mus</i>	a																					
<i>Petrates nasutus</i>	a																					
<i>P. antineotes</i>	a																					
<i>P. roseus</i>	a																					
<i>P. heptaeolus</i>	a																					
<i>P. equiradiatus</i>	a																					

Penrith 1965

Penrith 1965

Penrith 1965

Winterbottom 1976

Penrith 1965

Penrith 1965

Milward 1967

Milward 1967

Moreland und Dell 1950

Penrith 1965

Milward 1967

Milward 1967

Milward 1967

Milward 1967

Milward 1967

Dactyloscopidae

ungefähre Zahl der Gattungen: 9

ungefähre Zahl der Arten: 45

Information über das Fortpflanzungsverhalten von 3 Arten aus 3 Gattungen.

"In at least one species each of the genera *Dactyloscopus*, *Dactylagnus* and *Myxodagnus*, a unique method of incubating the eggs has been observed. They are carried in two balls, one under each pectoral fin. One individual of *Dactyloscopus* carrying eggs in this manner was sexed and was found to be a male" (Böhle und Chaplin 1966).

	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	
<i>Dactylagnus mundus</i>	b	d			f		h	i				l	m		o								Petti 1969
<i>Dactyloscopus tridigitatus</i>	b	d			f		h	i				l	m		o								Böhle und Chaplin 1968
<i>Myxodagnus opercularis</i>	b	d			f		h	i				l	m		o								Petti 1969

Notogreptidae

Zahl der Gattungen: 1

Zahl der Arten: 2

Keine Daten.

Opiclinidae

Zahl der Gattungen: 3

Zahl der Arten: 6

	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	
<i>Opiclinus</i> sp.																							Rosenblatt pers. Kom.

Peronegetridae

Zahl der Gattungen: 1

Zahl der Arten: 1

Keine Daten.

Pholidae

Zahl der Gattungen: 4

Zahl der Arten: 12

Information über das Fortpflanzungsverhalten von 4 Arten aus 3 Gattungen.

Der Eiballen wird vom ♂ oder vom ♀ oder von beiden Eltern bewacht.

	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	
Apodichthys flavidus		b		d				h	i				m										Slipp 1948
Pholis gunnellus		b		d				h	i		k	l	m		o	p	q	r			u		Gasim 1957b)
P. ornata		b		d				h					m				q						Fitch und Lavenberg 1975
Xeropes fucozum		b		d				h	i				m										Metz 1912

Ptilichthyidae

Zahl der Gattungen: 1

Zahl der Arten: 1

Keine Daten.

Sertaliniidae

Zahl der Gattungen: 1

Zahl der Arten: 1

Keine Daten.

Stichaeidae

ungefähre Zahl der Gattungen: 30

ungefähre Zahl der Arten: 60

Information über das Fortpflanzungsverhalten von 8 Arten aus 7 Gattungen.

Während der Fortpflanzungsperiode laicht das ♀ nur einmal. Der Eiballen wird vom ♂ oder vom ♀ oder von beiden Eltern bewacht. In zwei Fällen (*Xiphister atropurpureus* und *X.mucosus*) fanden sich ♂♂, die Eiballen von bis zu drei ♀♀ bewachten.

	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	
<i>Anopliarchus purpureus</i>		b		d		f		h	i		k		m			p		r					
<i>Cebedichthys violaceus</i>		b		d				h	i				m										
<i>Chirolophus ascanti</i>		b		d	e			h	i				m			p							
<i>Dactyosoma burgeri</i>		b		d				h	i				m		o			r			u		
<i>Uluvaria subdificata</i>		b		d		f		h	i				m		o			r			v		
<i>Xiphister atropurpureus</i>		b		d		f		h	i		k		m		o	p	q	r			t	u	v
<i>X.mucosus</i>		b		d				h	i		k		m		o			r			t	u	v

Tripterygiidae

Zahl der Gattungen: 16 ungefähre Zahl der Arten: 100

Information über das Fortpflanzungsverhalten von 11 Arten aus 5 Gattungen.

Die Eier werden in einfacher oder mehrfacher Schicht aus Substrat befestigt. Sie werden vom ♂ bewacht. Während einer Fortpflanzungsperiode laichen die ♀♀ mehrfach ab. Die bei einem ♂ gefundenen Eier sind oft in verschiedenen Entwicklungsstadien; in einigen Fällen ist bekannt, daß sie von verschiedenen ♀♀ abgelegt wurden.

	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t	u	v	
<i>Forsterygion varium</i>	b		d					h		j		l	m		o					t		v	Doak 1972, Ruok pers. Kom.
<i>Gillblennius decemdigitatus</i>	b		d	e				h		j	k	m		o						t			Ruok pers. Kom.
<i>G. tripenis</i>	b		d	e				h	l		k	m								t			Ruok pers. Kom.
<i>Helicogramma medium</i>	b		d	e				h				m								t			Darby 1966
<i>Trianectes ethiostoma</i>	b		d	e				h		j		l	m		o					t		v	Shiogaki und Dotsu 1973: Tripterygion e.
<i>Tripterygion capito</i>	b		d	e				h		j	k	m		o						t			Ruok 1973
<i>T. delaisi</i>	b		d	e				h		j		l	m		o								Wirtz unveröff.
<i>T. melanurus</i>	b		d	e				h		j		l	m		o					s	t	v	Wirtz unveröff.
<i>T. robustum</i>	b		d	e				h		j	k	m		o						t			Ruok 1973
<i>T. tripteronotus</i>	b		d	e				h		j		l	m		o					s	t	v	Abel 1955, Wirtz unveröff.
<i>T. xanthosoma</i>	b		d	e				h		j		l	m		o					s	t	v	Wirtz unveröff.

Xenocerphalidae

Zahl der Gattungen: 1
Keine Daten.

Zahl der Arten: 1

Zaproridae

Zahl der Gattungen: 1
Keine Daten.

Zahl der Arten: 1

DISKUSSION

Wie die vorausgehende Übersicht zeigt, können selbst nahe verwandte Denthiische Fische verschiedene Fortpflanzungsstrategien verfolgen. Es gibt lebengebärende und eierlegende Arten, Arten, bei denen das Gelege vom ♀ bewacht wird, Arten, bei denen es von beiden Eltern bewacht wird, etc. Eine ähnliche Übersicht über das Fortpflanzungsverhalten anderer größerer Gruppen bodenlebender Fische (z.B. Gobioidae oder Trachinoidei) würde eine ähnliche Variation an Fortpflanzungstypen zeigen (vergl. Breder und Rosen 1966). Was bestimmt dann aber die tatsächliche Fortpflanzungsstrategie einer gegebenen Art?

Im Folgenden werde ich das Fortpflanzungsverhalten in Paare von einander ausschließenden Verhaltensweisen zerlegen und für jedes Paar nach Faktoren suchen, die die Ausbildung einer der beiden Verhaltensweisen wahrscheinlicher machen, als die Ausbildung der anderen. Diese "Faktoren" können entweder Umweltgegebenheiten sein oder Entscheidungen, die bereits getroffen wurden (so hat z.B. ein Fisch, der die Eier ins Plankton verstreut, keine Wahl mehr zwischen Bewachen oder nicht Bewachen der Eier).

Für das Verständnis des Folgenden ist es unabdingbar, sich bewußt zu machen, daß die Frage in jedem Fall lautet: Gegeben ist die Wahl zwischen zwei einander ausschließenden Verhaltensweisen; gesucht wird der Einfluß eines bestimmten Faktors auf diese Wahl; wenn alle anderen Faktoren gleich sind, könnte dann dieser Faktor die Ausbildung einer der beiden Verhaltensweisen wahrscheinlicher machen als die Ausbildung der anderen?

Das Ergebnis dieses spekulativen Ansatzes ist eine Liste von Faktoren, die zur Ausbildung eines gegebenen Fortpflanzungsverhaltens geführt haben könnten. Diese Liste ist natürlich unvollständig: Ich habe wahrscheinlich nicht nur eine Reihe von Faktoren übersehen, sondern mich auch darauf beschränkt, immer nur den Einfluß eines einzigen Faktors zu betrachten. Theoretisch könnte dieses Verfahren sogar zu falschen Voraussagen geführt haben: Ein Faktor, den ich isoliert behandelt habe, könnte in Wirklichkeit immer mit einem zweiten Faktor zusammen vorkommen, der den Ausschlag zur Bildung

gerade der entgegengesetzten Verhaltensweise geben könnte. In der Beschränkung auf jeweils einen einzigen Faktor ist der Ansatz vergleichbar mit einer partiellen Korrelationsanalyse und einem Experiment, in dem versucht wird, den Einfluß einer Variablen zu isolieren.

Der Versuch, mit der entstandenen Liste zur Übersicht über das Fortpflanzungsverhalten der blennioiden Fische zurückzugehen und dort die tatsächlich verantwortlichen Faktoren aufzuzeigen, scheitert in den meisten Fällen daran, daß die notwendigen Daten über die Ökologie der Tiere fehlen.

1) Befruchtung extern - Befruchtung intern,

Eientwicklung innerhalb des Weibchens - außerhalb

a) Die folgenden Angaben über die Verbreitung der jeweiligen Verhaltensweisen gelten nur für Knochenfische (Osteichthyes). Wourms (1977) gibt eine Übersicht über die Fortpflanzungsweisen der Chondrichthyes.

Die Mehrzahl der Knochenfische legt Eier. Nur 13¹⁾ der etwa 420 Familien haben vivipare oder ovovivipare Vertreter. Mindestens 6 weitere Familien²⁾ enthalten Arten, bei denen die Befruchtung intern ist, die befruchteten Eier aber nicht im Körper des ♀ bleiben, sondern abgelegt werden.

b) Eine Voraussetzung für (Ovo)viviparität ist - bei Fischen zumindest - interne Befruchtung durch Kopulation. Die Entstehung von interner Befruchtung im Laufe der Evolution einer Art wird wahrscheinlicher, wenn außerhalb des ♀ Faktoren wirken, die es verhindern können, daß das Sperma des ♂ die Eier befruchtet. Solche Faktoren sind die Anwesenheit anderer ♂♂, die ihr Sperma zu einem ablaichenden Paar sprühen ("Satelliten-♂♂", vergl. Teil I), und starke Wasserturbulenz, die das Sperma des ♂ verdünnt. Wenn diese Faktoren wirken, hat das erste ♂, das sein Sperma direkt in das ♀ plaziert, einen Vorteil gegenüber seinen Konkurrenten, und interne Befruchtung wird sich innerhalb der Population ausbreiten.

Wenn ♂♂ zu der Zeit, die zur Eiablage am günstigsten ist, nicht sicher verfügbar sind, ist es für ein ♀ vorteilhaft, Sperma zu speichern (für ein ♂ ist es vorteilhaft, jedes willige ♀ zu befruchten, wenn damit keine weiteren Kosten verbunden sind). Sperma kann inner-

1) Adrianichthyidae, Anablepidae, Clinidae, Comephoridae, Embiotocidae, Goodeidae, Hemirhamphidae, Jenynsiidae, Ophiclinidae, Ophidiidae, Poeciliidae, Scorpaenidae, Zoarcidae (Breder und Rosen 1966, Balon 1975, Übersichtsteil dieser Arbeit).

2) Characidae, Cottidae, Doradidae, Neostethidae, Pantodontidae, Phallostethidae (Breder und Rosen 1966, Lastein und v. Deurs 1973).

halb des ♀ nach interner Befruchtung gespeichert werden (oder in der Form eines ganzen ♂, wie bei einigen Anglerfischen). Wenn das ♀ die Fähigkeit, Sperma zu speichern entwickelt hat, kann eine einzige Begegnung der Geschlechter zur Befruchtung mehrerer Gelege ausreichen (wie bei einigen Zahnkarpfen).

c) Ein einziges schwangeres ♀ kann ausreichen, ein neues Gebiet zu kolonisieren. Bei Zahnkarpfen, die oft in Gewässern leben, die nur kurze Zeit bestehen, kommt Kolonisierung durch ein schwangeres ♀ anscheinend häufig vor (Rosen und Bailey 1963) und könnte einen Selektionsdruck dahingehend ausüben, daß die Eier länger und länger im Körper des ♀ zurückgehalten werden (Farr pers. Komm).

Eier im Körper des ♀ sind in der Regel besser geschützt: Das ♀ kann Raubfeinden und widrigen Umweltbedingungen ausweichen und wird vielleicht aufgrund seiner Körpergröße von einer anderen, weniger häufigeren Klasse von Raubfeinden bedroht. Wenn der Feinddruck auf Eier hoch, auf Eier tragende ♀♀ aber niedrig ist, kann (Ovo)viviparität vorteilhaft sein. Eine andere Strategie unter diesen Bedingungen wäre, die Eier zu legen und außerhalb des Körpers zu tragen (im Maul, in der Kiemenhöhle, in einer Tasche etc.).

Selbst eine kleine Verzögerung zwischen innerer Befruchtung und Ablegen der befruchteten Eier könnte vorteilhaft sein. Da viele Planktonfresser sich visuell orientieren, würde es die Überlebenschancen der Eier erhöhen, wenn sie erst nachts gelegt würden.

d) Befruchtete Eier zu tragen und wahrscheinlich auch die interne Befruchtung als solche bedeuten für das Elterntier eine erhöhte Investition in das gegenwärtige Gelege; das heißt, daß bei gleicher Eigröße weniger Eier produziert werden können. Wenn die Umweltbedingungen eine große Eizahl verlangen (siehe Abschnitt 2), werden sich interne Befruchtung und (Ovo)viviparität wahrscheinlich nicht entwickeln.

Wenn ♀♀ einem vergleichsweise hohem Feinddruck ausgesetzt sind, Eier einem niedrigen, werden die Eier wahrscheinlich nicht im Körper des ♀ zurückgehalten werden.

Wenn das ♀ innere Befruchtung akzeptiert und die sich entwickelnden Eier trägt, verpflichtet es sich zu einer höheren Investition.

Unter Bedingungen, die in Abschnitt 8 und 9 diskutiert werden, ist ein ♀ erfolgreicher, das die Eier legt und dem ♂ zum Bewachen überläßt.

e) Die blennioiden Familien Clinidae und Ophiclinidae enthalten (ovo)vivipare Arten. Alle diese Arten leben in tropischen Küstengewässern. Von keiner von ihnen liegen ökologische Untersuchungen vor. Die Viviparität der Cliniden könnte unter einem Selektionsdruck entstanden sein, der heute nicht mehr besteht - der früheren Anwesenheit von Satelliten-♂♂. Der Grund für diese Annahme ist, daß bei den Tripterygiiden (der den Cliniden nächstverwandten Familie) Satelliten-♂♂ gefunden wurden (vergl. Teil I).

2) demerse Eier - pelagische Eier

a) Die Mehrzahl der Knochenfische legt pelagische Eier. Etwa 100 der ca. 410 Familien enthalten Vertreter, die demerse Eier legen (vergl. Breder und Rosen 1966).

b) Wenn die Chance, daß das Jungtier einen Platz findet, an dem es aufwachsen und sich fortpflanzen kann, gering ist, und wenn der Ort und die Zeit, zu der sich solche Plätze finden lassen, unvorhersagbar sind, scheint die Produktion zahlreicher Nachkommen, die in Raum und Zeit verstreut werden, die einzige Lösung, einige Nachkommen erfolgreich in die nächste Generation zu bringen (Sale 1977). Bei Fischen geschieht dies durch pelagische Eier und/oder Larven.

Wenn der Boden für die Entwicklung der Eier ungeeignet ist (z.B. hypoxischer Schlamm oder bewegter Sand) und wenn der Feinddruck am Boden höher als im freien Wasser ist, sind die Eier wahrscheinlicher pelagisch als demers, außer wenn ein Elterntier bei den Eiern bleibt und die nachteiligen Faktoren kompensiert.

c) Marshall (1966) schrieb, daß Küstenfische häufig demerse Eier produzieren und so vermeiden, daß die Eier an Land geworfen werden. Marshalls Argument kann wohl dahingehend erweitert werden, daß die Wahrscheinlichkeit dafür, daß pelagische Eier produziert werden, umso geringer ist, je größer die Gefahr ist, daß sie in ein ungünstiges Habitat verdriftet werden.

Balon (1975) wies darauf hin, daß die relative Zahl der Arten, die pelagische Eier produzieren, in Süßwasser geringer ist als in Salzwasser. Es bleibt noch unklar, ob dies nur ein Effekt von (a) der generell geringeren Größe der Süßgewässer und (b) dem hohen Anteil von Fließgewässern ist (beide Faktoren vergrößern die Wahrscheinlichkeit, daß die Eier an Land oder in ein ungünstiges Habitat verdriftet werden). Der Unterschied im spezifischen Gewicht von Süß- und Salzwasser könnte ebenfalls eine Rolle spielen: Die Produktion schwimmender Eier könnte im Süßwasser teurer sein.

Unter Bedingungen, die verlangen, daß die Eier bewacht werden (vergl. Abschnitt 7), sind demerse Eier wahrscheinlicher als pelagische.

d) Alle blennioiden Fische, die nicht (ovo)vivipar sind, produzieren demerse Eier. Sie sind in der Mehrzahl Küstenfische und bewachen alle die Eier.

3) Demerse Eier verstreut - gehäuft

a) Das ♀ kann die Eier über den Boden verstreuen oder dicht nebeneinander ablegen. Alle Eier, die bewacht werden, sind natürlich auf engem Raum konzentriert. Unbewachte Eier werden häufiger verstreut als gehäuft. Unbewachte gehäufte Eier werden aber von Vertretern von mindestens 11 Familien produziert³⁾. Die Form, in der die Eier auf einem Raum konzentriert sind (nur nebeneinander oder auch übereinander), wird in Abschnitt 5 diskutiert werden.

b) Wenn die Eier von einem oder beiden Eltern bewacht oder gepflegt werden müssen, werden sie nicht verstreut, sondern gehäuft sein.

Wourms und Evans (1974b) haben den Einfluß diskutiert, den Eiräuber auf die Wahrscheinlichkeit haben könnten, daß die Eier verstreut oder gehäuft werden. Sie führen vier Argumente dafür an, daß die

³⁾ Antennariidae, Atherinidae, Aulorhynchidae, Carapidae, Cyprinidae, Liparidae, Macrorhamphosidae, Ophidiidae, Percidae, Scorpaenidae, Trichodontidae (Breder und Rosen 1966, Balon 1975).

Häufung von Eiern Raubfeinden gegenüber günstig sei. Diese vier Argumente werden im Folgenden behandelt.

Läßt man mögliche Unterschiede in der Auffälligkeit von einzelnen Eiern und Eianhäufungen unberücksichtigt und betrachtet einen Raubfeind, der ein einzelnes Ei frisst, wenn er es findet, und alle Eier frisst, wenn er den Eihaufen findet, dann werden Tiere, die ihre Eier verstreuen und solche, die sie häufen, den gleichen Verlust an Eiern durch Raubfeinde haben: Sind z.B. 10 Eier verstreut, findet der Raubfeind zwar immer nur ein einziges Ei, aber er findet so ein einzelnes Ei mit einer 10fach so großen Wahrscheinlichkeit als die Anhäufung von 10 Eiern. Das erste Argument von Wourms und Evans (1974b), eine Anhäufung von Eiern "may escape completely as a result of sampling error", ist zwar richtig, der Verlust an Eiern, den die Elterntiere haben werden, wird aber im Durchschnitt gleich groß sein, wenn die Eier verstreut werden und wenn sie gehäuft werden.

Eianhäufungen bedecken ein größeres Gebiet als einzelne Eier und sind deshalb in der Regel für Raubfeinde auffälliger. Die Annahme, daß kein Unterschied in der Auffälligkeit besteht, bleibt berechtigt, wenn die Eier versteckt sind. In diesem Falle müßte der Raubfeind jeden Versteckplatz absuchen, unabhängig davon, ob er ein Ei oder mehrere enthält.

Das zweite Argument von Wourms und Evans (1974b) ist, daß der Raubfeind, wenn er ein Ei gefunden hat, weitersuchen wird, und daß sich deshalb bei verstreuten Eiern der Verlust erhöhen wird. Das gleiche Argument gilt, wenn der Anblick eines fressenden Eiräubers andere Eiräuber anlockt.

Eianhäufungen können aus einer zusammenhängenden Masse bestehen, in der die Eier aneinander befestigt sind. Eine solche Eimasse kann nur von einem größeren Raubfeind im Ganzen gefressen werden oder zerteilt werden. Die Zahl der möglichen Raubfeinde wird dadurch wahrscheinlich reduziert. Nimmt man an, daß größere Raubfeinde nicht effizienter sind, sollte das kleinere Verhältnis von Raubfeinden zu Beute dazu führen, daß mehr Beuteobjekte überleben (das dritte Argument von Wourms und Evans 1974b).

Das vierte Argument von Wourms und Evans (1974b) ist mir unverständlich: "As the unit of predation shifts from an egg to the eggmass, survival remains on an individual basis. Since the probability of predation is equally shared, the probability of survival appears to be increased by a factor proportional to total egg number".

Benthische Fische sind in der Regel schlechte Schwimmer. Sie werden deshalb weniger wahrscheinlich Eier über ein großes Gebiet verstreuen.

c) Wenn eine Eianhäufung von einem Eiräuber gefunden wird, werden wahrscheinlich alle enthaltenen Eier gefressen. Ein Elterntier, das nur einmal in seinem Leben Eier legt, kann mit höherer Sicherheit damit rechnen, daß wenigstens einige seiner Eier überleben, wenn es die Eier verstreut. Wenn es Faktoren gibt, die dafür sprechen, daß man in jeder Brutperiode wenigstens einige Nachkommen durchbringt, gilt das gleiche Argument auch für Tiere, die in mehreren Brutsaisons Eier legen.

Die Gefahr, daß Infektionen sich von einem Ei auf andere ausbreiten, ist bei gehäuften Eiern größer. Wenn das Risiko, daß Infektionen auftreten, groß ist, werden die Eier wahrscheinlicher verstreut als gehäuft werden.

d) Alle blennioiden Fische, die Eier legen, konzentrieren die Eier auf engem Raum. Die meisten sind schlechte Schwimmer. Alle bewachen das Gelege.

4) Demerse gehäufte Eier am Substrat befestigt - nicht am Substrat befestigt

a) Demerse gehäufte Eier sind in der Regel am Substrat befestigt. Für quantitative Aussagen liegen mir aber zu wenige Daten vor.

b) Je größer die Gefahr ist, daß die Eier an einen ungünstigen Ort vertrieben werden (durch Strömungen oder Wellen), umso wahrscheinlicher werden sie am Substrat befestigt sein.

c) Wenn die Elterntiere in einem Gebiet leben, in dem lokal begrenzt, aber örtlich und zeitlich unvorhersagbar, Bedingungen auftre-

ten, die für die Eier gefährlich sind, kann es vorteilhaft sein, die Eier nicht am Substrat zu befestigen, so daß sie von einem Elterntier getragen werden können (Barlow 1974). Weitere Faktoren, die dafür sprechen, daß die Eier von einem erwachsenen Tier getragen werden, wurden in Abschnitt 1 erwähnt.

d) Außer den Dactyloscopiden und einigen Stichaeiden befestigen anscheinend alle eierlegenden blennioiden Fische die Eier am Substrat. Daß Dactyloscopus tridigitatus die Eiballen trägt, läßt sich wahrscheinlich durch das Habitat erklären, in dem die Tiere leben. Sie leben in der Brandungszone von Sandküsten. Bewegter Sand würde auf den Boden abgelegte Eier verschütten und zerreiben. Die Eier müssen also entweder pelagisch sein oder ein Elterntier muß die Nachteile des Substrats aufwiegen. In diesem Fall können die Eier nicht pelagisch sein, da sie sonst an Land geworfen würden. Das Problem wird dadurch gelöst, daß das Elterntier den Eiballen über dem Sand und weg von der Küste hält.

Messungen der Wasserbewegung an den Orten, an denen Stichaeide Fische die Eier ans Substrat befestigen, und an Orten, an denen die Eier nicht ans Substrat befestigt werden, gibt es nicht.

5) Gehäufte demerse Eier in mehreren Lagen - in einer Lage

a) Gehäufte demerse Eier können entweder nebeneinander liegen (in den meisten Fällen in Form eines nahezu lückenlosen "Eiteppichs") oder auch übereinander (selten in der Form eines mehrschichtigen Teppichs, meist in der Form eines Balles). Innerhalb der blennioiden Fische (für andere Gruppen liegen mir keine Daten vor) produzieren die Arten in 7 Familien Eiballen, in 3 Familien Eiteppiche (vergl. Übersichtsteil).

b) Je geringer der Sauerstoffgehalt des Wassers, um so mehr muß die Eimasse ausgebreitet werden, damit jedes Ei noch genügend Sauerstoff erhält.

Wenn das Risiko groß ist, daß die Eier von einer Infektion befallen werden, die sich über alle Eier ausbreiten könnte, sollten die Eier nicht in mehreren Schichten liegen. In einer einschichtigen Lage

berührt ein infiziertes Ei weniger andere Eier und kann vom Elterntier leichter entfernt werden.

In kleinen Höhlen müssen die Eier möglicherweise über die Wände ausgebreitet werden, damit auch das Elterntier noch in der Höhle Platz findet.

Eine einschichtige Lage von Eiern kann beinahe völlig transparent sein, während sich in einer mehrschichtigen Lage der Klebstoff zwischen den Eiern verfärbt, wenn er beginnt, sich zu zersetzen. Dadurch könnte sich die Auffälligkeit einer mehrschichtigen Eimasse für Raubfeinde erhöhen (Fricke pers. Komm.).

c) Faktoren, die dafür sprechen, daß die Eier auf kleinstem Raum konzentriert werden, erhöhen die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von ballförmigen Eimassen. Eier, die auf kleinstem Raum konzentriert sind, sind wahrscheinlich leichter zu bewachen.

Ein Raubfeind, der versucht, einzelne Eier zu stehlen, wird weniger Erfolg haben, wenn die Eier aneinander befestigt sind. In einem Eiballen ist das einzelne Ei mit mehr anderen Eiern verbunden.

d) Eitapeten werden bei den blennioiden Fischen meistens dann produziert, wenn die Eier in Höhlen abgelegt werden, die kaum größer als das bewachende Elterntier sind (Blenniiden, Chaenopsiden). In größeren Höhlen und außerhalb Höhlen werden in der Regel Eiballen produziert. Messungen des Sauerstoffgehaltes, CO_2 -Gehaltes und der Strömungen, denen die Eier ausgesetzt sind, liegen in keinem Fall vor.

6) Demerse gehäufte Eier in Höhlen - nicht in Höhlen

a) Die Eier können unter Steinen, in Löchern und Spalten im Substrat, in Bohrmuschellöchern, in leeren Muschelschalen etc. abgelegt werden oder frei auf das Substrat und zwischen Pflanzen. Einige wenige Arten legen Eier in lebende "Höhlen", in die Kiemenhöhlen von lebenden Muscheln, Tunikaten und Krebsen und in lebende Schwämme (vergl. Breder und Rosen 1966, Kilian und Campos 1969, Balon 1975). Bei blennioiden Fischen (von anderen Gruppen liegen mir nicht genügend Daten für quantitative Angaben vor) legen Vertreter von 8 Familien die Eier in Höhlen ab, Vertreter von 4 Familien (auch) außerhalb von Höhlen (vergl. Übersichtsteil).

b) Eier in Höhlen sind für Raubfeinde, die ihre Beute visuell finden, weniger auffällig. In einer Höhle sind Eier vor Raubfeinden geschützt, die zu groß sind, um in die Höhle einzudringen und keine Möglichkeit haben, die Eier aus der Höhle herauszuholen.

Ein wachendes Elterntier ist in einer Höhle ebenfalls weniger auffällig für Raubfeinde und geschützt vor einigen Raubfeinden.

Eier in einer Höhle können von einem Elterntier leichter verteidigt werden, weil nur der Höhleneingang verteidigt werden muß.

Wenn das ♂ die Eier befruchtet, können Wasserturbulenzen das Sperma verdünnen und abtreiben, so daß einige Eier unbefruchtet bleiben. Bei starker Wasserturbulenz (z.B. in der Brandungszone) läßt sich diese Gefahr verringern, wenn die Tiere zum Abbläuen in Höhlen ausweichen.

Das gleiche Argument gilt, wenn Satelliten-♂♂ den Fortpflanzungserfolg des territorialen ♂ bedrohen (vergl. Teil I und Abschnitt 1). Andere ♂♂ und das Sperma anderer ♂♂ dringen weniger wahrscheinlich in Höhlen ein.

c) Wenn der Wasseraustausch in der Höhle nur langsam erfolgt (und das ist bei den meisten Höhlen der Fall), könnte ein für die Eier gefährlicher Mangel an Sauerstoff und Anstieg an CO_2 -Gehalt entstehen. In solchen Höhlen können sich Eier nicht entwickeln, außer ein Elterntier befächelt sie.

In den meisten Habitaten sind Höhlen einer für den jeweiligen Fisch passenden Größe selten. Um solche Höhlen wird es starke intra- und interspezifische Konkurrenz geben. Einige Individuen und Arten werden keine Höhlen zur Verfügung haben.

Ein frei schwimmender Fisch, der (im Gegensatz zu benthischen Fischen) keine Anpassungen dafür hat, ruhig auf dem Substrat zu sitzen, wird weniger wahrscheinlich eine Höhle beziehen, die nur wenig größer als er selbst ist. Eng passende Höhlen werden anscheinend ausschließlich von benthischen Fischen besiedelt. Je größer die Höhle aber ist, umso weniger wahrscheinlich wird sie die in b) erwähnten Vorteile bieten.

d) Die myxodinen Cliniden leben zwischen den Ästen von Tangen und anderen großen Algen und hängen ihre Eiballen dort auf (Guitel 1893,

Feder et al. 1974); die Dactyloscopiden leben auf Sandböden und tragen die Eiballen mit sich (Böhlke und Chaplin 1968). Beide Gruppen haben sich anscheinend auf Habitate spezialisiert, in denen es keine Höhlen gibt oder in denen Höhlen sehr selten sind. Der Pholide Pholis gunnellus laicht sowohl in Höhlen (leeren Muschelschalen) als auch außerhalb (Qasim 1957b); man könnte vermuten, daß er nur dann außerhalb von Höhlen laicht, wenn ihm keine Höhle zur Verfügung steht. Bei Tripterygiiden gibt es Arten, die in Höhlen (unter Steinen) ablaichen, und solche, die auf freien Felswänden ablaichen (vergl. Übersichtsteil). Höhlen von einer Größe, die der jeweiligen Körpergröße der mediterranen Tripterygiiden entsprechen, sind ausnahmslos von Blenniiden, Gobiiden und Gobiessociden belegt (unbesetzte Höhlen habe ich im Felslittoral zur Fortpflanzungszeit nie gesehen). Diese Fische wären gleich großen Tripterygiiden im Kampf wahrscheinlich überlegen. Untersuchungen über interspezifische Konkurrenz bei höhlenlaichenden Fischen um den Besitz von Höhlen gibt es bisher nicht.

7) Eier bewacht - Eier unbewacht

a) Mindestens 59 der etwa 100 Familien, deren Vertreter demerse Eier legen, enthalten Arten, die die Eier bewachen (Breder und Rosen 1966, Balon 1975, Zoological Record für die Jahre 1965 - 1971).

Ein Elterntier, das vor der Entscheidung steht, die Eier zu bewachen oder zu verlassen, muß Nutzen und Kosten des Wachens gegeneinander aufrechnen. Der Nutzen ist die zusätzliche Zahl der Nachkommen, wenn die Eier bewacht werden. Die Kosten sind die Abnahme der Fähigkeit, andere Nachkommen zu erzeugen (Trivers 1972, Dawkins und Carlisle 1976). Der "Rechenprozess" kann ein evolutionärer sein, d.h. Tiere, die eine bestimmte Entscheidung getroffen haben, haben sich im Selektionsprozess durchgesetzt, und alle rezente Vertreter der Art sind für eine der beiden Möglichkeiten vorprogrammiert, oder die Entscheidung muß immer wieder neu getroffen werden, und die Selektion bevorzugt Tiere, die ihre Fortpflanzungsstrategie besser an sich wandelnde Umweltbedingungen anpassen können. Elterliche Investitionsstrategien wurden ausführlich von Trivers (1972), Dawkins und Carlisle (1976) und Maynard-Smith (1977) diskutiert.

1. Generalization (also known as inductive reasoning) is a process of reasoning in which the conclusion is reached by observing specific instances and then making a general statement about them.

For example, if you observe that every swan you have seen is white, you might conclude that all swans are white. This is a generalization based on specific observations. However, this conclusion is not necessarily true, as there are black swans in Australia. This illustrates the danger of generalizing from a limited sample.

Another example is the statement "All dogs are friendly." This is a generalization based on the observation that many dogs are friendly. However, this is not true for all dogs, as some dogs are aggressive. This shows that generalizations can be misleading if they are based on incomplete information.

Generalization is a useful tool for making predictions and understanding the world. However, it is important to be aware of its limitations. Generalizations should be based on a large and representative sample of observations. They should also be tested and revised as more information is gathered.

Generalization is a process of reasoning in which the conclusion is reached by observing specific instances and then making a general statement about them. This is a useful tool for making predictions and understanding the world, but it is important to be aware of its limitations.

Generalization is a process of reasoning in which the conclusion is reached by observing specific instances and then making a general statement about them. This is a useful tool for making predictions and understanding the world, but it is important to be aware of its limitations.

Generalization is a process of reasoning in which the conclusion is reached by observing specific instances and then making a general statement about them. This is a useful tool for making predictions and understanding the world, but it is important to be aware of its limitations.

riskiert - vorausgesetzt, es hat noch mindestens eine Fortpflanzungsperiode vor sich. Je mehr Fortpflanzungsperioden das Tier noch vor sich hat, desto weniger wahrscheinlich wird es die Eier bewachen, wenn damit die Gefahr erhöht wird, daß es stirbt.

Bewachen der Eier wird umso unwahrscheinlicher, je mehr zusätzliche Nachkommen das Elterntier in der Zeit erzeugen könnte, in der es durch das Bewachen daran gehindert ist. Ein Tier, das die Eier verläßt, statt sie zu bewachen, einen fortpflanzungswilligen Geschlechtspartner findet und mit ihm mehr Eier erzeugt als es verloren hat, weil es das vorige Gelege nicht bewacht hat, hat insgesamt einen höheren Fortpflanzungserfolg. Je größer die Wahrscheinlichkeit ist, daß es auf einen fortpflanzungswilligen Geschlechtspartner trifft, desto wahrscheinlicher wird es das Gelege verlassen (Tivers 1972).

d) Bei allen eierlegenden blennioiden Fischen wird das Gelege von mindestens einem Elterntier bewacht. Bei einigen Blenniiden (Losey 1968) und einem Tripterygiiden (Teil I dieser Arbeit) ist bekannt, daß unbewachte Gelege nach kurzer Zeit von Eiräubern zerstört werden. Alle Familien außer den Dactyloscopidae und den Ophiclinidae enthalten Arten, die in Höhlen ablaichen; Messungen, wieviele Eier überleben, wenn die Eier nicht befächtelt werden, gibt es nicht.

8) Bewacht von einem Elterntier - von beiden Eltern

a) Von den etwa 60 Familien, in denen demerse Eier bewacht werden, enthalten etwa 15 Familien⁵⁾ Arten, bei denen beide Elterntiere die Eier bewachen.

b) In den meisten Fällen wird die Überlebensrate der Eier höher sein, wenn sie nicht nur von einem, sondern von beiden Eltern bewacht werden: Die Eltern sind zusammen kampfstärker und können sich ablösen. Das Wohl des gegenwärtigen Geleges ist aber nicht das höchste Ziel der

⁵⁾ Alabetidae, Anarhichadidae, Aphredoderidae, Apogonidae, Belontiidae(?), Cichlidae, Doradidae, Gobiesocidae, Gobiidae, Ictaluridae, Ophicephalidae, Pholidae, Pomacentridae, Stichaeidae, Zoarcidae(?) (Breder und Rosen 1966, Balon 1975, Übersichtsteil dieser Arbeit).

Eltern. Wenn ein Elter den anderen verlassen kann und durch eine Neuverpaarung den resultierenden partiellen Verlust mehr als ausgleichen kann, wird dieses Verhalten von der Selektion bevorzugt.

Den Partner und die gerade produzierten Nachkommen im Stich zu lassen, kann den Gesamtfortpflanzungserfolg dann nicht erhöhen, wenn ein Elter alleine die Eier nicht verteidigen kann. Für die Nutzen-Kosten-Rechnung gelten wieder die in Abschnitt 7 angeführten Punkte. Wenn sich nach diesen Berechnungen ein Vorteil für das erste Elterntier ergibt, das das andere mit den Eiern im Stich läßt, es sich aber für das zweite Elterntier nicht lohnt, die Eier nun auch im Stich zu lassen, sieht der Beobachter, daß die Eier von einem Elterntier bewacht werden (vergl. Trivers 1972, Maynard-Smith 1977). In Abschnitt 9 wird diskutiert werden, welches Geschlecht jeweils wahrscheinlicher zurückbleibt und die Eier bewacht.

Wenn das ♂ und das ♀ auch außerhalb der Fortpflanzungszeit aneinander gebunden sind (z.B. weil nur beide zusammen das Territorium, in dem sie fressen, verteidigen können), werden sie wahrscheinlich dahingehend evolvieren, daß sie auch beide die Eier bewachen.

c) Bei einigen Anarhichadiden, Pholiden und Stichaeiden bewachen beide Eltern das Gelege. Messungen, wie hoch die Überlebensrate der Eier ist, wenn sie nur von einem Elter bewacht werden, gibt es nicht. Bei den genannten Gruppen laicht das ♀ nur einmal pro Fortpflanzungsperiode. Zumindest das ♀ verringert seine Chance, in dieser Fortpflanzungsperiode weitere Nachkommen zu erzeugen, also nicht. Wenn das ♀ nur einmal pro Fortpflanzungsperiode ablaicht, haben desertierende ♂♂ nur eine relativ geringe Chance, ein ♀ zu finden, das noch nicht abgelaicht hat.

Die genannten Gruppen leben in nördlichen Gewässern, also in kälterem Wasser als die Gruppen, bei denen nur ein Elter wacht. Messungen über die Dauer der Eientwicklung und die Höhe des Feinddrucks gibt es nicht.

Arten, bei denen unter bestimmten Bedingungen beide Eltern, unter anderen Bedingungen nur ein Elter wacht, würden sich zur Bestimmung der determinierenden Umweltfaktoren am besten eignen. Der Pholide Pholis gunnellus und der Stichaeide Xiphister atropurpureus scheinen solche Arten zu sein (vergl. Übersichtsteil).

9) Gelege bewacht vom ♂ - vom ♀

Barlows Aussage, "in all known fishes that are parental, outside of the Cichlidae, the male is the parent" (Barlow 1974), ist irreführend. Es gibt etwa 20 Familien, in denen entweder ♂ und ♀ zusammen⁵⁾ oder nur das ♀⁶⁾ die Eier versorgt. Betrachtet man erhöhten Brutpflegeaufwand des ♀, sollte man auch die 13 Familien dazu zählen, in denen (ovo)vivipare Arten auftreten (vergl. Abschnitt 1). Vergleicht man nicht Familien, sondern Arten, wird aber deutlich, daß bei brutpflegenden Fischen das Gelege in der Regel nur vom ♂ bewacht wird. Bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren ist es dagegen normalerweise das ♀, das für die Eier und/oder Jungtiere sorgt.

a) Wenn alle anderen Faktoren gleich sind, erhöhen die folgenden Faktoren die Wahrscheinlichkeit dafür, daß das ♀ das ♂ mit den Eiern im Stich läßt, daß also das ♂ wacht.

Das Geschlecht, das als erstes die Möglichkeit hat, zu fliehen und das andere Geschlecht mit den befruchteten Eiern zurückzulassen, wird die Eier weniger wahrscheinlich bewachen. Bei externer Befruchtung muß das ♂ warten bis das ♀ die Eier abgelegt hat (weil Spermien im Wasser schneller diffundieren als Eier) und kann erst dann die Eier besamen. Das gibt dem ♀ die Möglichkeit, als erste zu fliehen (Carlisle, in Dawkins 1976, pp 167-169).

Wenn das Geschlechterverhältnis von 1:1 stark abweicht, wird das seltenere Geschlecht wahrscheinlicher die Eier verlassen, weil es wahrscheinlicher einen neuen Geschlechtspartner findet (Trivers 1972). Auch bei Arten mit einem 1:1 Geschlechterverhältnis wird es in der Regel zu einer bestimmten Zeit mehr reproduktionsfähige ♂♂ als ♀♀ geben, weil ♀♀ länger brauchen um neue Gameten zu produzieren.

Das Geschlecht, das mehr verlieren würde, wenn es bliebe und die Eier bewachen würde, wird wahrscheinlicher die Eier verlassen. Die Produktion von Eiern ist ein energetisch teurerer Prozess als die Produktion von Spermien. Falls Bewachen bedeutet, daß das wachende Tier weniger Nahrung aufnehmen kann und mehr Energie verbraucht, ver-

6) Amblyopsidae, Anarhichadidae, Bunocephalidae, Characidae, Cichlidae, Pholidae, Solenostomidae, Stichaeidae, Umbridae (?), Zoarcidae (Breder und Rosen 1966, Balon 1975, Übersichtsteil).

liert das ♀ durch Bewachen mehr als das ♂, denn im Gegensatz zu einem ♂ verzögert es dann die Produktion der nächsten Gameten (Qasim 1957) und verringert einen möglichen Zuwachs an Fekundität durch Wachstum in der Periode zwischen den Laichakten (Emlen 1973 nach Marviave und de Martini 1977). Es wird deshalb ein entscheidender Faktor sein, wieviel Nahrung das ♀ beim Bewachen der Eier noch aufnehmen kann. Je mehr Bewachen der Eier die Nahrungsaufnahme behindert, desto weniger wahrscheinlich wird das ♀ die Eier bewachen.

Theoretisch läßt sich auch eine Situation vorstellen, in der das ♀ so viel in die Eier investiert hat, daß sie nach dem Abbläichen nicht in der Lage ist, diese auch zu bewachen, und nur das ♂ dafür übrig bleibt (Maynard-Smith 1977).

b) Wenn alle anderen Faktoren gleich sind, erhöhen die folgenden Faktoren die Wahrscheinlichkeit dafür, daß das ♂ das ♀ mit den Eiern im Stich läßt, daß also das ♀ wacht.

Bei interner Befruchtung ist es wahrscheinlicher, daß das ♀ wacht, weil vielleicht nur noch das ♀ da ist, wenn die Eier gelegt werden; das könnte der hauptsächliche Grund dafür sein, daß bei Reptilien, Vögeln und Säugern meist das ♀ wacht (Carlisle, in Dawkins 1976, pp 167-169).

Sofort nachdem es ein Gelege befruchtet hat, kann das ♂ ein weiteres Gelege befruchten; im Gegensatz dazu ist ein ♀ einige Zeit unfähig, ein zweites Mal abzulaichen. Während dieser Zeitspanne wird das ♂ wahrscheinlicher desertieren als das ♀ (Maynard-Smith 1977).

Ein ♀ kann sicher sein, daß die Tiere, die sich in ihren Eiern entwickeln, ihre eigenen Jungen sind. Bei interner Befruchtung und zu einem geringeren Maß auch bei externer Befruchtung (z.B. beim Abbläichen in einer Gruppe) kann es Situationen geben, in denen das ♂ nicht sicher sein kann, ob die Tiere, die sich in den Eiern entwickeln, seine eigenen Nachkommen sind. Je wahrscheinlicher es ist, daß die Eier von einem anderen ♂ befruchtet wurden, desto weniger wahrscheinlich wird sie das ♂ bewachen (Maynard-Smith 1977).

c) Die folgenden Argumente können für beide Geschlechter zutreffen.

Das Geschlecht, das durch den teilweisen Verlust an Nachkommen mehr verliert, wird weniger wahrscheinlich desertieren. Das Geschlecht,

das mehr verliert, ist (per definitionem) dasjenige, das in das gegenwärtige Gelege mehr investiert hat, d.h. für das gegenwärtige Gelege seine Aussicht auf weitere Gelege in der Zukunft mehr reduziert hat (Trivers 1972, Dawkins und Carlisle 1976).

Das Tier, das gerade die letzten Nachkommen seines Lebens erzeugt hat, sollte (falls Bewachen überhaupt einen Vorteil bringt) bei den Eiern bleiben und sie bewachen, denn es kann seine Aussichten auf zusätzliche Nachkommen nicht mehr verringern, investiert also (definitionsgemäß) nichts. Zu einem geringeren Ausmaß könnte dieses Argument auch auf das letzte Gelege der Fortpflanzungszeit zutreffen. Das hängt davon ab, ob die Kosten des Bewachens hauptsächlich in einer Verringerung der Lebenserwartung liegen (Bewachen also für das Elterntier gefährlich ist) oder mehr in einer Verzögerung (Verringerung) des nächsten Geleges. Wenn das Risiko, wegen des Bewachens der Eier zu sterben, gering ist, wird das Bewachen der Eier umso wahrscheinlicher, je geringer die Gefahr ist, bis zur nächsten Fortpflanzungsperiode kein volles Gelege aufbauen zu können. Dasjenige Geschlecht, das mit höherer Sicherheit vorhersagen kann, daß es in dieser Fortpflanzungsperiode das letztmal Nachkommen erzeugt hat, wird dann wahrscheinlicher wachen.

Das Geschlecht des wachenden Elterntieres ist vorbestimmt, wenn das Überleben des gegenwärtigen Geleges völlig von der Anwesenheit eines bestimmten Elters abhängt. Bei Säugetieren ist dies das ♀; ohne sie würden die Nachkommen verhungern. Der einzige vergleichbare Fall bei Fischen, den ich kenne, ist die Abhängigkeit der Jungen vom Körperschleim der Eltern bei einigen Cichliden und einem Pomacentriden. In diesen Fällen wird jedoch der Körperschleim von beiden Eltern produziert.

d) Qasim (1957) stellte als erster eine Beziehung her zwischen der Häufigkeit, mit der ein blennioides ♀ in einer Fortpflanzungsperiode ablaicht, und dem Geschlecht des Tieres, das die Eier bewacht. Nur bei Arten, bei denen das ♀ nur einmal pro Fortpflanzungsperiode ablaicht, kommt es vor, daß das ♀ die Eier bewacht. Messungen über das Ausmaß, in dem das Bewachen des Geleges die Nahrungsaufnahme behindert, gibt es nicht. Messungen darüber, ob und wie sehr das Wachs-

tum des wachenden Elterntieres gehemmt ist, gibt es nicht. Messungen darüber, wie gefährlich das Bewachen des Geleges für ein Elterntier ist, gibt es nicht. Messungen des Verhältnisses fortpflanzungsfähiger ♂♂ zu ♀♀ im Laufe der Fortpflanzungsperiode gibt es nicht.

- 10) Das ♀ laicht nur einmal pro Fortpflanzungsperiode ab -
laicht mehrmals pro Fortpflanzungsperiode ab

a) Bei blennioiden Fischen (für andere Fische liegen mir zu wenige Daten für quantitative Aussagen vor) laichen die ♀♀ aller untersuchten Vertreter von 3 Familien nur einmal pro Fortpflanzungsperiode ab, die ♀♀ aller untersuchten Vertreter von 4 Familien mehrmals (vergl. Übersichtsteil).

b) Wenn das ♀ alle in Vorbereitung auf die Fortpflanzungszeit produzierten Eier abgelegt hat, kann sie vielleicht kein zweitesmal mehr in dieser Fortpflanzungsperiode ablaichen. Dies hängt von der Länge der Fortpflanzungszeit und der Nahrungsmenge für das ♀ ab (Qasim 1957b). Die Fortpflanzungsperiode ist die Zeit, während der sich Eier entwickeln können und Jungtiere aufwachsen können minus der Zeitspanne, die ein Satz Nachkommen dazu benötigt. Die Grenzen werden meist durch die Anwesenheit und Abwesenheit einer speziellen Nahrung für die Jungen gesetzt (Lack 1968) oder durch klimatische Änderungen (Wourms und Evans 1974a).

Je länger die Eier zur Entwicklung brauchen und je länger die Larven von einer bestimmten Nahrung abhängig sind, desto kürzer ist die Fortpflanzungsperiode, da Eier und Larven verloren sind, wenn sie sich nicht mehr zu Ende entwickeln können. In der Regel dauert die Ei- und Larvenentwicklung in kaltem Wasser länger.

Je aufwendiger die Vorbereitungen für jeden einzelnen Laichakt sind (z.B. die Suche nach einem Partner, die Balz, die Vorbereitung des Laichplatzes etc.) und je geringer die Kosten dafür sind, Eier zu tragen, desto wahrscheinlicher wird das ♀ mit einer geringeren Frequenz ablaichen und dafür eine höhere Eizahl produzieren.

c) Wenn es von Vorteil ist, die Eier in Raum und Zeit zu verstreuen (vergl. Abschnitt 2), wird das ♀ wahrscheinlicher eine kleinere Anzahl von Eiern mit einer höheren Frequenz ablaichen.

Wenn es für das ♀ vorteilhaft ist, mit mehreren ♂ abzulaiden (vergl. Abschnitt 11), kann sie wiederum eine kleinere Zahl von Eiern mit einer höheren Frequenz ablaichen.

d) Qasim (1957) hat als erster eine Beziehung hergestellt zwischen der geographischen Breite und der Ablaichfrequenz blennioider ♀♀: Bei nördlichen Arten laicht das ♀ nur einmal pro Fortpflanzungsperiode. In nördlichen Gewässern steigt die Planktondichte nur für wenige Wochen im Frühjahr an. Die aus den Eiern schlüpfenden Larven sind Planktonfresser. Zur gleichen Zeit ist für die (carnivoren) ♀♀ die Nahrung stark limitiert. Das ♀ kann also keinen neuen Satz Eier aufbauen, ehe die Planktondichte wieder abnimmt. Qasim stellte diese Beziehung beim Vergleich der Fortpflanzungsstrategie eines Blenniiden und eines Pholiden her. Sie scheint auch für die beiden anderen blennioiden Familien zu gelten, bei denen das ♀ nur einmal pro Fortpflanzungsperiode ablaicht (Stichaeidae und Anarhichadidae), und wurde auch für nicht-blennioiden Fische bestätigt (Götting 1961).

11) Monogamie - Polygamie während einer Fortpflanzungsperiode

a) Informationen darüber, ob ein Tier innerhalb einer Fortpflanzungsperiode den Partner wechselt oder nicht, gibt es bei blennioiden Fischen nur jeweils über das Geschlecht, das das Gelege bewacht, auch dann aber nur von wenigen Arten (vergl. Übersichtsteil). Auch für andere Fische liegen mir zu wenige Daten für quantitative Aussagen vor.

b) Die Zahl der Geschlechtspartner, mit der ein Fisch ablaichen kann, kann durch die Erreichbarkeit von Geschlechtspartnern begrenzt sein. In der Abwesenheit von Artgenossen kann ein Simultanhermaphrodit noch seine eigenen Eier befruchten und ein partheneogenetisches ♀ auch ohne ♂ Nachkommen erzeugen. Wenn Artgenossen sehr selten sind, können Simultanhermaphroditen und Fische, die das Geschlecht wechseln können, doppelt so häufig Nachkommen erzeugen als Fische, für die eine Begegnung mit einem gleichgeschlechtlichen Tier zur Fortpflanzung nutzlos ist. (Ghiselin 1969, Fricke 1977). Wenn Artgenossen selten sind, können Individuen, die an einem gefundenen Geschlechtspartner festhalten, einen höheren Fortpflanzungserfolg haben; bei niedriger Popu-

lationsdichte könnte daher Monogamie wahrscheinlicher werden (vergl. Kleiman 1977).

Wenn das ♂ und das ♀ nach dem Abbläichen eine gemeinsame Aufgabe haben (z.B. wenn zum Bewachen des Territoriums oder der Nachkommen beide benötigt werden), werden sie länger zusammen bleiben und wahrscheinlicher die nächsten Nachkommen wieder zusammen erzeugen (vergl. Kleiman 1977, Emlen und Oring 1977). Wie in Abschnitt 8 gezeigt, kann in kaltem Wasser Bewachen durch beide Eltern wahrscheinlicher werden; dann würde auch Monogamie wahrscheinlicher werden. Das gleiche Argument gilt, wenn auch die Larven bewacht werden müssen.

Wenn das ♂ und das ♀ an denselben Platz gebunden sind, der aber nur zwei adulte Tiere faßt, formen sie ein monogames Paar (Fricke 1977).

Wenn das ♀ nur einmal pro Fortpflanzungsperiode abbläicht und wenn in Paaren (nicht in größeren Gruppen) abgebläicht wird, ist das ♀ monogam per definitionem. Falls die meisten ♀♀ einer solchen Population zur gleichen Zeit abbläichen, findet das ♂ wahrscheinlich kein anderes ♀ mehr.

c) Wenn das ♂ mit maximaler Frequenz abbläichen würde, hieße das, daß es mit mehreren ♀♀ abbläichen würde, da ein ♀ länger braucht, um neue Geschlechtszellen aufzubauen; die optimale Abbläichfrequenz für das ♂ wird bestimmt durch die Wahrscheinlichkeit, mit der es ein weiteres abbläichbereites ♀ findet und (bei Arten, bei denen das Gelege bewacht wird) durch den Verlust an Nachkommen, der dadurch entsteht, daß es den gegenwärtigen Partner im Stich läßt (vergl. Trivers 1972). Für ein ♀ dagegen, das mit maximaler Frequenz abbläicht, reicht ein ♂. Ein Argument, das analog ist dem obigen für männliche Polygamie, ließe sich konstruieren, wenn das ♀ die Eier bei ♂♂ lassen würde, ein einzelnes ♂ aber nicht alle Eier eines ♀ versorgen könnte, so daß das ♀ sie zwischen verschiedenen ♂♂ aufteilen müßte. Dann würde die optimale Abbläichfrequenz des ♀ ebenfalls durch die genannten Kriterien bestimmt. Dieses Argument könnte auf Betta anabantoides zutreffen, bei dem das ♂ das Gelege etwa 8 Tage im Maul brütet, das ♀ aber schon nach 4 Tagen wieder abbläichen kann; im Aquarium ver-

schluckt das ♂ bei späteren Ablaichsequenzen einen Teil der vorigen Brut (Kühme 1961). Bei Seepferdchen und anderen Syngnathiden kann vielleicht die Bruttasche des ♂ nicht alle Eier fassen, die ein ♀ legen kann (Rauther 1925).

Wenn das Verhältnis von fortpflanzungsaktiven Tieren beider Geschlechter von 1:1 stark verschieden ist, ist das seltenere Geschlecht polygam.

Wenn die Qualität der Territorien der ♂♂ für die ♀♀ deutlich unterschiedlich ist (was umso wahrscheinlicher ist, je weniger uniform das Habitat ist), kann es für ein ♀ vorteilhafter sein, eines der ♀ eines ♂ in einem guten Territorium zu werden als das einzige ♀ eines ♂ in einem schlechten Territorium zu werden (Orians 1969).

Ein ♀, das alle Eier bei einem einzigen ♂ ablegt, riskiert, daß dieses ♂ eine schlechte Wahl war (z.B. weil es unfruchtbar war, ein schlechter Bewacher ist, zufällig von einem Raubfeind gefressen werden wird und dann auch die Eier verloren sein werden etc.). Analog einem Argument in Abschnitt 3c könnte es Situationen geben, in denen das ♀ die Eier auf verschiedene ♂♂ verteilen sollte, um so mit erhöhter Sicherheit zumindest einige Nachkommen zu haben.

d) Darüber, ob die ♀♀ blennioider Fische, wenn sie mehrfach in einer Fortpflanzungsperiode ablaichen, zu einem bestimmten ♂ zurückkehren oder nicht, gibt es keine Untersuchungen. Darüber, ob die ♂♂ bei Arten, bei denen die ♀♀ nur einmal pro Fortpflanzungsperiode ablaichen und alleine das Gelege bewachen, noch mit anderen ♀♀ ablaichen, gibt es keine Untersuchungen. Bei Arten, bei denen nur das ♂ das Gelege bewacht, laichen ♂♂ mit mehreren ♀♀ ab. Untersuchungen darüber, ob dies auf Kosten anderer ♂♂ geht, bei denen dann keine ♀♀ ablaichen, oder ob territoriale ♂♂ seltener sind als reproduktionsfähige ♀♀, gibt es nicht.

LITERATUR

+ = nicht im Original gesehen

- Abel, E.F. 1955 : Freilandbeobachtungen an *Callionymus festivus* Pall. und *Tripterygion tripteronotus* Risso, zwei Mittelmeerfischen. Sitzber.Österr.Akad.Wiss.Math.Naturw.Kl.Abt.1 ,164/10,817-854
- Abel, E.F. 1959a : Zur Kenntnis der Beziehungen der Fische zu Höhlen im Mittelmeer. Pubbl.Staz.Zool.Napoli Suppl. 30,519-528
- Abel, E.F. 1959b : Über die Verbreitung von *Tripterygion minor* Kolomb. im Mittelmeer, sowie ergänzende Beschreibung des Fisches. Pubbl.Staz.Napoli 31,98-108
- Abel, E.F. 1964 : Freiwasserstudien zur Fortpflanzungsethologie zweier Mittelmeerfische, *Blennius canevae* Vinc. und *B. inaequalis* C.V.. Z.Tierpsychol.21,205-222
- Abel, E.F. 1973 : Zur Öko-ethologie des amphibisch lebenden Fisches *Alticus saliens* und von *Entomacrodus vermiculatus* unter Berücksichtigung des Fortpflanzungsverhaltens. Sitzungsber.Österr.Akad.Wiss.Math.Naturw.Kl.Abt.1 , 181/6,137,153
- Albrecht, H. 1968 : Freiwasserbeobachtungen an Tilapien (*Pisces Cichlidae*) in Ostafrika. Z.Tierpsychol.25,377-394
- Alexander R.Mc.N. 1967 : Functional design in fishes. Hutchinson, London
- van den Assem, J. 1967 : Territory in the three-spined stickleback. Behaviour Suppl.16
- Balon, E.K. 1975 : Reproductive guilds of fishes. J.Fish. Res.Board Can. 32,821-864
- Barlow, G.W. 1967 : Social behaviour of a South American leaf fish, *Polycentrus schomburgkii*, with an account of recurring pseudofemale behavior. Amer.Midl.Nat.78, 215-234
- Barlow, G.W. 1974 : Contrasts in social behavior between Central American cichlid fishes and coral-reef surgeon fishes. Am.Zool.14,9-34
- Barsukov, V.V. 1972 : The wolffish (*Anarhichadidae*). Indian National Scientific Documentation Centre, New Delhi

- Bath, H. 1972 : *Blennius nigriceps cypriacus* n. subsp. von Cypern. Senck. biol. 53, 343-348
- Bath, H. 1973 : Wiederbeschreibung und neuer Nachweis von *Tripterygion melanurus*. Senck. biol. 54, 47-56
- Batschelet, E. 1965⁺ : Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation. Amer. Inst. Biol. Sci. Washington
- Batschelet, E. 1972⁺ : Recent statistical methods for orientation data. In: Galler, S. R. et al. (eds) : Animal orientation and navigation. NASA Washington.
- Ben Tuvia, A. 1971 : Revised list of the mediterranean fishes of Israel. Israel J. Zool. 20, 1-39
- Bini, G. 1967⁺ : I Peperoncini. Mondo Somerso 9, 991-993
- Blache, J., Cadenat, J., Stauch, A. 1970 : Cles de détermination des poissons dans l'Atlantique Oriental. IFAN Dakar
- Böhlke, J. E., Chaplin, C. C. G. 1968 : Fishes of the Bahamas. Wynnewood, Pa.
- Breder, C. M. 1939 : On the life history and development of the sponge blenny, *Paraclinus marmoratus*. Zoologica 24/31, 487-496
- Breder, C. M. 1941 : On the reproductive behaviour of the sponge blenny, *Paraclinus marmoratus*. Zoologica 26, 233-236
- Breder, C. M., Rosen, D. E. 1966 : Modes of reproduction in fishes. New York
- Bridge, T. W., Haddon, A. C. 1894⁺ : Contributions to the anatomy of fishes. II. The air bladder and Weberian ossicles in the siluroid fishes. Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B, 184, 65-434
- Brown, A. 1974⁺ : The breeding system of pupfish, *Cyprinodon* sp. at Mirror Lake. Ph.D. thesis Univ. Utah
- Buen, F. de 1918⁺ : Formas ontogenicas de pesces. Inst. Espanol Oceanograf. Notas y Resumenes 2, 57
- Büscher, H. H. 1976 : Pflege und Fortpflanzung des Schwarzkopf Schleimfisches. Aquarien Magazin 1976/12, 500-506

- Cadenat, J. 1950 : Poissons de mer du Sénégal. Init.afr.
3,1-345
- Constantz, G.D. 1975 : Behavioural ecology of mating in the
male Gila topminnow, *Poeciliopsis occidentalis*. Ecology
56, 966-973
- Darby, M.M. 1966⁺ : The ecology of fishes in tidal rock
pools with a revision of the common littoral species
Tripterygion nigripinne. M.Sc. thesis, Univ. of Canter=
bury, New Zealand
- Dawkins, R. 1976 : The selfish gene. Oxford University Press
- Dawkins, R., Carlisle, T.R. 1976 : Parental investment and mate
desertion : a fallacy. Nature 262, 131-133
- Doak, W. 1972⁺ : The fishes of the New Zealand region.
Wellington
- Dotsu, Y., Oota, T. 1973 : The life history of the blennioid
fish, *Omobranchus loxozonus*. Bull.Fac.Fish.Nagasaki
Univ. 36, 13-22
- Duncker, G., Ladiges, W. 1960 : Die Fische der Nordmark.
de Gruyter, Hamburg
- Dutt, S.Rao, V.V. 1961 : On the breeding habits of *Petroscirtes*
bipunctatus. J.zool.Soc.India 12, 158-161
- Eggert, B. 1931 : Die Geschlechtsorgane der Gobiiformes und
Blenniiformes. Z.wiss.Zool. 139, 249-558
- Ehrenbaum, E. 1904⁺ : Eier und Larven von Fischen der Deut=
schen Bucht III. Wiss.Meeresuntersuch. 6, 127
- Ekman, S. 1935⁺ : Tiergeographie des Meeres. Leipzig
- Ekman, S. 1967 : Zoogeography of the sea. London
- Emlen, J.M. 1973 : Ecology : an evolutionary approach.
Menlo Park, California
- Emlen, S.T. 1976 : Lek organization and mating strategies
in the bullfrog. Beh.Ecol.Sociobiol. 1, 283-313
- Emlen, S.T., Oring, L.W. 1977 : Ecology, sexual selection, and
the evolution of mating systems.

- Ermin, R. 1946 : Beiträge zur Kenntnis der Farbelemente mariner Fische. I. Tripterygion tripteronotus. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul. B 11
- Feder, H.M., Turner, C.H., Limbaugh, C. 1974 : Observations on fishes associated with kelp beds in southern California. Calif. Dept. Fish and Game Bull. 160
- Fiedler, K. 1964 Verhaltensstudien an Lippfischen der Gattung Crenilabrus. Z. Tierpsychol. 21, 521-591
- Fishelson, L. 1963 : The behaviour of Blennius pavo. Israel J. Zool. 12, 67-80
- Fishelson, L. 1975 Observations on the behaviour of the fish Melacanthus nigrolineatus Smith-Vaniz (Blenniidae). Austr. J. mar. Freshw. Res. 26, 329-341
- Fishelson, L. 1976 : Spawning and larval development of the blennioid fish, Melacanthus nigrolineatus from the Red Sea. Copeia 1976, 798-800
- Fitch, J.E., Lavenberg, R.J. 1975 : Tidepool and nearshore fishes of California. University of California Press
- Fricke, H. 1973 : Ökologie und Sozialverhalten des Korallenbarsches Dascyllus trimaculatus (Pisces, Pomacentridae). Z. Tierpsychol. 32, 225-256
- Fricke, H., Fricke, S. 1977 : Monogamy and sex change by aggressive dominance in coral reef fish. Nature 266, 830-832
- Gadgil, M. 1972 : Male dimorphism as a consequence of sexual selection. Am. Naturalist 106, 574-580
- Ghiselin, M.T. 1969 : The evolution of hermaphroditism among animals. Q. Rev. Biol. 44, 189-208
- Gibson, R.N. 1968a : The agonistic behaviour of juvenile Blennius pholis. Behaviour 30, 192-217
- Gibson, R.N. 1968b : The food and feeding relationships of littoral fish in the Banyuls region. Vie Milieu A 19, 447-456
- Gibson, R.N. 1969 : The biology and behaviour of littoral fish. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 7, 367-410

- Goeau-Brissoniere, W. 1951 : A propos Tripterygion tripteronotus. Bull.Stn.Agric.Peché Castiglione N.S. 3,71-84
- Götting, K.J. 1961 : Beiträge zur Kenntnis der Grundlagen der Fortpflanzung bei marinen Teleosteen. Helv.wiss. Meeresunters. 8,1-41
- Goetz, H. 1970 : Ist die Pflege des Tripterygion nasus utopisch? Aquarien Magazin 1970,36-37
- Gordina, A.D., Duka, L.A., Oven, L.S. 1972 : Sexual dimorphism, feeding and spawning in the black-headed blenny (Tripterygion tripteronotus Risso) of the Black Sea. J.Ichthyology 12,401-407
- Gordina, A.D., Beloivanenko, T.G. 1976⁺ : Species diversity and abundance of fish eggs and larvae in the Zostera and Phyllophora biocoenoses. In: Greze und Zaika (eds.) : Biol.Morya. Kiev. pp 40-50
- Greenwood, P.H., Rosen, D.E., Weltzman, S.H., Myers, G.S. 1966 : Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. Bull.Amer.Mus.Nat.Hist. 131/4,339-456
- Guitel, F. 1893 : Observations sur les mœurs des trois blennides, Clinus argentatus, Blennius montagui, et Blennius sphynx. Archs.Zool.exp.gén. (Ser.3) 1,325-384
- Harms, J.W. 1929 : Die Realisation von Genen und die conservative Adaptation. Z.wiss.Zool.133
- Heymer, A., de Ferret, A.C. 1976 : Zur Ethologie des Mittelmeer Schleimfisches Blennius rouxi Cocco 1833. Z.Tierpsychol.41,121-141
- Heymer, A. in Vorb. : Experiences subaquatiques sur les performances d'orientation et de retour au gîte chez Tripterygion tripteronotus.
- Hildebrand, S.F., Cable, L.E. 1938 : Further notes on the development and life history of some teleosts at Beaufort N.C. . Bull.U.S.Bur.Fisheries 48,505-642
- Hook, A. 1969 : Operation wolf-eel. Can.Audubon 31,145-148

- Hsü, K.J., Ryan, W.B.F., Cita, M.B. 1973 : Late Miocene dessication of the mediterranean. *Nature* 242, 240-244
- Hsü, K.J. 1974 : The Miocene dessication of the mediterranean and its climatological and zoogeographical implications. *Naturwissensch.* 61, 137-142
- Huybregts, G.L.A.M. 1968 : Enige veldwaarnemingen aan Tripterygion. Verslag van de excursie van het Laboratorium voor Vergelijkende Fysiologie, 10-11
- Iwai, T. 1963 : Sensory cupulae found in newly hatched larvae of *Blennius yatabei*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 29/6, 503-506
- Jones, J.W., King, G.M. 1952 : The spawning of the male salmon parr (*Salmo salar* Linn. juv.). *Proc. Zool. Soc. London* 122, 615-619
- Jones, S. 1937 : Observations on the breeding habits and development of certain brackish water fishes of Adyar, Madras. *Proc. Indian Acad. Sci. Bangalore Sect. B* 5, 261-289
- Joshi, S.V. 1968 : Observations on the eggs and early developmental stages of *Petroscirtes punctatus*. *J. Shivaji Univ. (Sci)* 1, 81-84
- Joshi, S.V., Joshi, P.B. 1971 : Observations on the breeding habits, egg, embryology and early larval development of *Istiblennius dussumeri*. *J. Shivaji Univ.* 4, 85-90
- Keenleyside, M.H.A. 1972 : Intraspecific intrusions into nests of spawning longear sunfish. *Copeia* 1972, 272-278
- Kleiman, D.G. 1977 : Monogamy in mammals. *Q. Rev. Biol.* 52, 39-69
- Kilian, E.F., Campos, H. 1969 : Süßwasserschwämme als Ort der Brutpflege eines Fisches. *Naturwissensch.* 56, 333
- Kolombatović, J. 1904⁺ : Contribuzioni alla fauna dei vertebrati della Dalmazia. *Glas. Narav. Drust.* 15, 182-191
- Kühme, W. 1961 : Verhaltensstudien am maulbrütenden (*Betta anabantoides* Bleeker) und am nestbauenden Kampffisch (*Betta splendens* Regan). *Z. Tierpsychol.* 18, 33-55

- Lack,D. 1968 : Ecological adaptations for breeding in birds. London
- Lastein,U.,van Deurs,B. 1973 : The copulatory organ of *Pantodon buchholzi*. *Acta Zool.*54,153-160
- Le Drew,B.R.,Green,J.M. 1975 : Biology of the radiated shanny *Ulvaria subbifurcata* Storer in Newfoundland (*Pisces Stichaeidae*). *J.Fish Biol.*7,485-495
- Lewis,D.B. 1976 : Studies of the biology of the lesser weever fish *Trachinus vipera* Cuvier.I.Adaptations to a benthic habit. *J.Fish Biol.*8,127-138
- Longley,W.H.,Hildebrand,S.F. 1940⁺: New genera and species of fishes from Tortugas,Florida. *Pub.Carnegie Inst. Wash.* 517,225-285
- Longley,W.H.,Hildebrand,S.F. 1941 : Systematic catalogue of the fishes from Tortugas. *Pub.Carnegie Inst.Wash.* 535,1-331
- Losey,G.S. 1968 : The comparative behavior of some pacific fishes of the genus *Hypsoblennius*. Ph.D. thesis Scripps Inst.Oceanogr.,Univ.Calif.
- Losey,G.S. 1969 : Sexual pheromones in some fishes of the genus *Hypsoblennius*. *Science* 163,181-183
- Magnus,D.B.E. 1965 : Bewegungsweisen des amphibischen Schleimfisches *Lophalticus kirkii magnusi* im Biotop. *Verh.Dtsch.Zool.Ges.*1965,542-555
- Marliave,J.B.,de Martini,E.E. 1977 : Parental behaviour of intertidal fishes of the genus *Xiphister*. *Can.J. Zool.*55,60-63
- Marshall,N.B. 1966 : The life of fishes. Cleveland,Ohio
- Marwedel,W. 1977 : Kein Jedermannfisch - der Seewolf. *Aquarien Magazin* 1977,62-67
- Maynard Smith,J. 1977 : Parental investment : A prospective analysis. *Anim.Beh.*25,1-9
- Metz,C.W. 1912⁺ : The fishes of Laguna Beach,California. *Rept.Laguns Mar.Lab* 1

- Milward, N.E. 1967 : The Clinidae of Western Australia.
J.Proc.R.Soc.West.Aust.50,1-9
- Mito, S. 1954 : Breeding habits of a blennioid fish, *Salarias enosmae*. Jap. J. Ichthyol. 3, 144-152
- Moreland, J., Dell, J. 1950⁺ : Preliminary report on the ovo= viviparity in a New Zealand blennioid fish, *Ericentrus rubrus*. N.Z.Sci.Rev. 8, 39-40
- Morris, D. 1952 : Homosexuality in the ten-spined stickle= back (*Pygosteus pungitius* L.). Behaviour 4, 233-261
- Munro, I.S.R. 1955 : Eggs and larvae of the sabre-toothed oyster blenny, *Dasson steadi*. Aust.J.Mar.Freshw.Res. 6, 30-34
- Orians, G.H. 1969 : On the evolution of mating systems in birds and mammals. Am.Naturalist 103, 589-603
- Penrith, M.L. 1965⁺ : The systematics and distribution of the fishes of the family Clinidae in South Africa, with notes on the biology of some common species. Ph.D. thesis Univ.Cape Town
- Peppar, J.L. 1965⁺ : Some features of the life history of the cockscomb prickleback, *Anoplarchus purpureus*. M.Sc. thesis Univ.British Columbia, Vancouver
- Petti, J.C. 1969 : Behavioural and morphological adaptations to burrowing of two species of dactyloscopid fishes. M.Sc.thesis, Univ.of Arizona, Tucson
- Phillips, R.R. 1971 : The relationship between social behaviour and the use of space in the benthic fish *Chasmodes bosquianus*. I.Ethogram. Z.Tierpsychol. 29, 11-27
- Phillips, R.R. 1976 : Behavioural field study of the Hawaiian rockskipper, *Istiblennius zebra*. I.Ethogram. Z.Tierpsychol. 43, 1-22
- Pieron, H. 1914 : Observations sur les moeurs du *Blennius ocellais*. Bull.Mus.Hist.Nat.Paris 20, 13-15
- Probst, K. 1972 : Rote Schwarzköpfe (*Tripterygium*) . Aquar.Terr.Zeitschr. 1972, 296-298
- Qasim, S.Z. 1956 : The spawning habits and embryonic de= velopment of the shanny (*Blennius pholis* L.). Proc.zool.Soc.London 127, 79

- Qasim, S.Z. 1957 : Time and duration of the spawning season in some marine teleosts in relation to their distribution. J.Cons.int.Explor.Mer 21, 144-155
- Qasim, S.Z. 1957b : The biology of *Centronotus gunnellus* (L.). J.Anim.Ecol. 26, 389-401
- Raju, N.S. 1971 : Breeding habits, development and life history of *Blennius steindachneri* Day from Waltair coast. Proc. Indian Acad. Sci. B 74/1, 37-45
- Rauther, M. 1925⁺ : Die Syngnathiden des Golfes von Neapel. Fauna e Flora del Golfo di Napoli Monogr. 36
- Regan, C.T. 1916⁺ : Larval and postlarval fishes. Brit. Antarct. (Terra Nova) Exped. 1910., Zool. 1/4
- Riedl, R. 1966 : Biologie der Meereshöhlen. Parey, Berlin
- Robins, C.R., Phillips, C., Phillips, F. 1959 : Some aspects of the behaviour of the blennioid fish *Chaenopsis ocellata*. Zoologica 44, 77-84
- Rosen, D.E., Bailey, R.M. 1963⁺ : The poecilid fishes (Cypri= nodontiformes). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 126, 1-176
- Rosenblatt, R.H. 1959 : A revisionary study of the blennioid fish family Tripterygiidae. Ph.D. thesis Univ. California, Los Angeles
- Roth, K. 1973 : Wieder einmal : *Blennius pavo*. Aquar. Terrar. Zeitschr. 1973, 347-350 + 379-382
- Roule, L., Angel, F. 1930⁺ : Larves et alevins de poissons provenant des croisières du Prince de Monaco. Resultats des Campagnes Scientifiques Fas. 79, 105, Monaco
- Ruck, J.G. 1973 : Development of *Tripterygion capito* and *T. robustum* (Pisces Tripterygiidae). Zool. Publ. Victoria Univ. Wellington 64, 1-12
- Sale, P.F. 1977 : Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. Amer. Nat. 111, 337-359
- Schutz, L.P., de Lacy, A.C. 1932 : The eggs and nesting habits of the crested blenny, *Anoplarchus purpureus*. Copeia 1932, 143

- Shiogaki, M., Dotsu, Y. 1972a : The life history of the blennioid fish, *Neoclinus bryope*. Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ. 34, 1-8
- Shiogaki, M., Dotsu, Y. 1972b : Life history of the blennioid fish, *Dictyosoma burgeri*. Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ. 33, 21-38
- Shiogaki, M., Dotsu, Y. 1973 : The spawning behaviour of the tripterygiid blenny, *Tripterygion etheostoma*. Jap. J. Ichthyol. 20, 36-41
- Slavenko, E. P. 1936⁺ : Species composition of the genus *Tripterygion* in the Black Sea. Dk. Akad. Nauk SSR 4 (13) No 3 (107)
- Slipp, J. W. 1948⁺ : Notes and news from the public aquarium. Aquarium Newsletter, Tacoma, Washington 2/3, 5-6
- Smith, J. L. B. 1952 : The fishes of the family Haliophidae. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 12, 5, 85-101
- Smith, J. L. B., Smith, M. M. 1966 : Fishes of the Tsitsikama Coastal National Park. Johannesburg 1966
- Springer, V. G., Freihofer, W. C. 1976 : Study of the monotypic fish family Pholidichthyidae. Smiths. Contr. Zool. 216
- Springer, V. G., Smith-Vaniz, W. F. 1972 : Mimetic relationships involving fishes of the family Blenniidae. Smiths. Contr. Zool. 112
- Stephens, J. S., Hobson, E. S., Johnson, R. K. 1966 : Notes on distribution, behaviour, and morphological variation in some chaenopsid fishes. Copeia 1966, 424-438
- Stephens, J. S., Johnson, R. K., Key, G. S., Mc Cosker, J. E. 1970 : The comparative ecology of three sympatric species of California blennies of the genus *Hypsoblennius*. Ecol. Monogr. 40, 213-233
- Tavolga, W. N. 1958 : Underwater sounds produced by males of the blennioid fish, *Chasmodes bosquianus*. Ecology 39, 759-760

- Thomson, J.M., Bennet, A.E. 1953 : The oyster blenny, *Omobranchius anolius*. Aust.J.mar.Freshw.Res.4, 227-233
- Trivers, R.L. 1972 : Parental investment and sexual selection. in Campbell, B. (ed.) : Sexual selection and the descent of man. London
- Wheeler, A. 1973 : Tripterygiidae. in Hureau, J.C., Monod, T. (eds.) : Check-list of the fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean. Unesco, Paris
- Wheeler, A., Dunne, J. 1975 : *Tripterygion atlanticus* sp.nov. (Teleostei-Tripterygiidae), the first record of a tripterygiid fish in North-Western Europe. J.Fish Biol. 7, 639-649
- Wickler, W. 1957 : Vergleichende Verhaltensstudien an Grundfischen. I. Beiträge zur Biologie, besonders zur Ethologie von *Blennius fluviatilis* Asso im Vergleich zu einigen anderen Boden fischen. Z.Tierpsychol. 14, 393-428
- Wickler, W. 1958 : Vergleichende Verhaltensstudien an Grundfischen. II. Die Spezialisierungen des *Steatocranus*. Z.Tierpsychol. 15, 427-446
- Wickler, W. 1959a : Vergleichende Verhaltensstudie an Grundfischen. III. Die Umspezialisierung von *Noemacheilus kuiperi* De Beaufort. Z.Tierpsychol. 16, 410-423
- Wickler, W. 1959b : Die ökologische Anpassung als ethologisches Problem. Die Naturwissensch. 17, 505-509
- Wickler, W. 1960 : Die Stammesgeschichte typischer Bewegungsformen der Fisch-Brustflosse. Z.Tierpsychol. 17, 31-66
- Wickler, W. 1961 : Über das Verhalten der Blenniiden *Runula* und *Aspidontus*. Z.Tierpsychol. 18, 421-440
- Wickler, W. 1963 : Zum Problem der Signalbildung, am Beispiel der Verhaltens-Mimikry zwischen *Aspidontus* und *Labroides*. Z.Tierpsychol. 20, 657-679
- Wickler, W. 1964 : *Emblemaria pandionis* - Kampfverhalten. Film E 517 des IWF, Göttingen

- Wickler, W. 1965a : Zur Biologie und Ethologie von *Ecsenius bicolor*. Z.Tierpsychol. 22, 36-49
- Wickler, W. 1965b : *Ecsenius bicolor* - Kampfverhalten. Film E 522 des IWF, Göttingen
- Wickler, W. 1967 : Specialisations of organs having signal function in some marine fish. Stud.trop.Oceanogr.Miami 5, 539-548
- Wickler, W. 1971 : Verhaltensstudien an einem hochspezialisierten Grundfisch, *Gastromyzon borneensis* (Cyprinoidea, Gastromyzonidae). Z.Tierpsychol. 26, 467-480
- Willoughby, N.G. 1976 : The buoyancy and orientation of the upside-down catfishes of the genus *Synodontis* (Pisces Siluroidei). J.Zool. 180, 291-314
- Winterbottom, R. : On *Clinus nematopterus* Günther with notes on other South African clinid fishes. S.Afr.J.Sci. 72/6, 178-180
- Wirtz, P. 1976 : A key to the European Blennioidea. Vie Milieu a26, 145-156
- Wirtz, P. 1977 : The otoliths of the mediterranean Tripterygion. Vie Milieu A26, 293-298
- Wirtz, P., Kacher H. 1977 : *Clinitrachus argentatus* (Clinidae) - Laufen mit den Bauchflossen. Film E2425 des IWF, Göttingen
- Wourms, J.P., Evans, D. 1974a : The annual reproductive cycle of the black prickleback, *Xiphister atropurpureus*, a Pacific Coast blennioid fish. Can.J.Zool. 52, 795-802
- Wourms, J.P., Evans, D. 1974b : The embryonic development of the black prickleback, *Xiphister atropurpureus*, a Pacific Coast blennioid fish. Can.J.Zool. 52, 879-887
- Wourms, J.P. 1977 : Reproduction and development in chondrichthyan fishes. Amer.Zool. 17, 379-410
- Zander, C.D. 1969 : Mitteilung über die Verbreitung und Ökologie von Blennioidei des Mittelmeeres (Pisces). Mitt. Hamburg Zool.Mus.Inst. 66, 59-63
- Zander, C.D., Heymer, A. 1970 : *Tripterygion tripteronotus* Risso 1810 und *Tripterygion xanthosoma* n.sp., eine ökologische Speziation. Vie Milieu A21, 363-394

- Zander,C.D. 1973 : Evolution of Blennioidei in the Mediterranean Sea. Rev.Trav.Inst.Peches marit.37,215-221
- Zander,C.D. 1975 : Secondary sex characteristics of Blennioid fishes. Pubbl.Staz.Zool.Napoli 39 Suppl.,717-727
- Zander,C.D.,Heymer,A. 1976 : Morphologische und ökologische Untersuchungen an den speleophilen Schleimfischartigen *Tripterygion melanurus* Guichenot 1850 und *T.minor* Kolombatović 1892. Z.zool.Syst.Evolutionsforsch.14,41-59
- Zander,C.D.,Heymer,A. 1977 : Analysis of ecological equivalents among littoral fish. In : Keegan,B.F., Ceidigh,P.O.,Boaden,P.J.S. (eds.) : Biology of benthic organisms. Pergamon Press,Oxford

LEBENS LAUF

Name : Peter Wirtz
geboren : 27. September 1948 in München
Staatstangehörigkeit : deutsch
Wohnsitz : 8481 Schirmitz, Sperberweg 1
Familienstand : ledig
Eltern : Grete Wirtz, geb. Brückmann
Walfried Wirtz
Schulausbildung : Volksschule von 1955 - 1959 in München,
Gymnasium von 1959 - 1969 in München
und Weiden
Studium : In München 1969 - 1972 Biologie. In
Bangor, Nord Wales, 1972 - 1973 Meeres=
biologie; Erlangung des "Master of
Science" mit der Arbeit "Social stress
in Blennius pholis (Pisces Teleostei)".
Fortführung des Biologiestudiums in
München bis 1975. Diplom in den Fächern
Zoologie, Genetik, Palaeontologie, Psycho=
logie. Diplomarbeit über das Thema
"Einige physiologische Folgeerscheinungen
des Anblicks eines Artgenossen bei Blennius
Pholis" bei Prof. Dr. H. J. Autrum.
Doktorarbeit : Durchführung seit April 1975 unter An=
leitung von Prof. Dr. W. Wickler im Max=
Planck-Institut für Verhaltensphysio=
logie, 8131 Seewiesen.

difo-druck · 8600 bamberg